

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologie



Bc. Dominika Kukačková

**Reprodukční biologie a pohlavní dimorfismus ještěra *Lepidophyma smithii*
(Squamata: Xantusiidae)**

Reproductive biology and sexual dimorphism in the lizard *Lepidophyma smithii*
(Squamata: Xantusiidae)

Diplomová práce

Školitel: doc. Mgr. Lukáš Kratochvíl, PhD.

Praha, 2016

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli doc. Mgr. Lukáši Kratochvílovi, Ph.D. za odborné vedení, cenné rady a vstřícnost při psaní mé diplomové práce.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 15. 8. 2016

Abstrakt

Šupinatí plazi vykazují pestrou škálu reprodukčních strategií. Rod *Lepidophyma* z neotropické čeledi Xantusiidae čítá 19 druhů, všechny jsou živorodé, diploidní a některé mají obligátní unisexualitu, která jako jediná u obratlovců nevznikla hybridizací. Představují proto nesmírně zajímavou, byť málo prozkoumanou skupinu. Teprve nedávno byla naší skupinou objevena fakultativní unisexualita i u druhu *Lepidophyma smithii*. Unisexuálně vzniklí potomci nejsou homozygoti a jsou obou pohlaví, což je mezi obratlovci unikátní. Cílem mé diplomové práce je popsat základní reprodukční biologii tohoto druhu. Mezi hlavní otázky patří například vztah mezi velikostí samice a velikostí a počtem mláďat ve vrhu. Dále se ve své práci zabývám pohlavním dimorfismem. Zajímá mě, jestli je druh *L. smithii* dimorfní v délce těla a velikosti hlavy, což jsou u šupinatých plazů typické znaky lišící se mezi pohlavími. Snažila jsem se zachytit, kdy tento dimorfismus vzniká v ontogenezi a jak se liší růstové křivky mezi samci a samicemi.

Klíčová slova: *Lepidophyma smithii*, Xantusiidae, plazi, šupinatí, rozmnožování, pohlavní dimorfismus

Abstract

The squamata reptiles present a wide array of reproductive strategies. In the genus *Lepidophyma* from the neotropical family Xantusiidae, there are 19 species, all of them live-bearing and diploid. Obligatory unisexuality is also present in some species. This obligatory unisexuality did not evolve via hybridization, which is unique among vertebrates. The genus thus presents a very interesting, but still poorly little explored group. Only recently our team has discovered a facultative unisexuality in *Lepidophyma smithii*. The unisexually produced offsprings are not fully homozygous are of both sexes, which is unique for vertebrates as well. The aim of my work is to describe the basic reproductive biology of this species, e.g. the relationship between female size and clutch size and offspring size. Additionally, my work focuses on sexual dimorphism. I tested whether *L. smithii* is dimorphic in body length and head size. These traits are often sexually dimorphic in squamatesu. Also, I documented the ontogeny of sexual dimorphism and reconstructed growth curves for males and females.

Keywords: *Lepidophyma smithii*, Xantusiidae, lizard, squamata, reproduction, sexual dimorphism

Obsah

Abstrakt	4
Abstract	5
1. Úvod.....	8
1.1. Charakteristika a fylogeneze rodu <i>Lepidophyma</i>	8
1.1.1. Vznik obligátní unisexuality u rodu <i>Lepidophyma</i>	9
1.1.2. Reprodukční biologie rodu <i>Lepidophyma</i>	10
1.1.3. Velikost a pohlavní dimorfismus rodu <i>Lepidophyma</i>	11
1.2. Pohlavní dimorfismus u plazů	11
1.2.1. SSD	12
1.2.2. Pohlavní dimorfismus ve tvaru těla	14
1.2.3. Ontogeneze pohlavního dimorfismu	16
1.3. Vztah velikosti samice a vlastností snůšky.....	17
1.3.1. Relativní hmotnost snůšky	18
1.3.2. Optimální velikost mláďete	19
1.3.3. Vztah velikosti samice a mláďete.....	21
1.4. Unisexuality u plazů	22
1.4.1. Mechanismy asexuality	24
1.4.2. Obligátní partenogeneze u plazů.....	25
1.4.3. Fakultativní partenogeneze u plazů.....	26
2. Cíle práce.....	28
3. Materiál a metodika	29
3.1. Experimentální zvířata.....	29
3.2. Měření.....	31
3.3. Analýza dat	31
4. Výsledky.....	32
4.1. Pohlavní dimorfismus.....	32

4.2. Vztah velikosti samice a vlastností snůšky.....	38
4.3. Růstové křivky.....	40
5. Diskuze	42
6. Shrnutí.....	45
7. Zdroje	46

1. Úvod

1.1. Charakteristika a fylogeneze rodu *Lepidophyma*

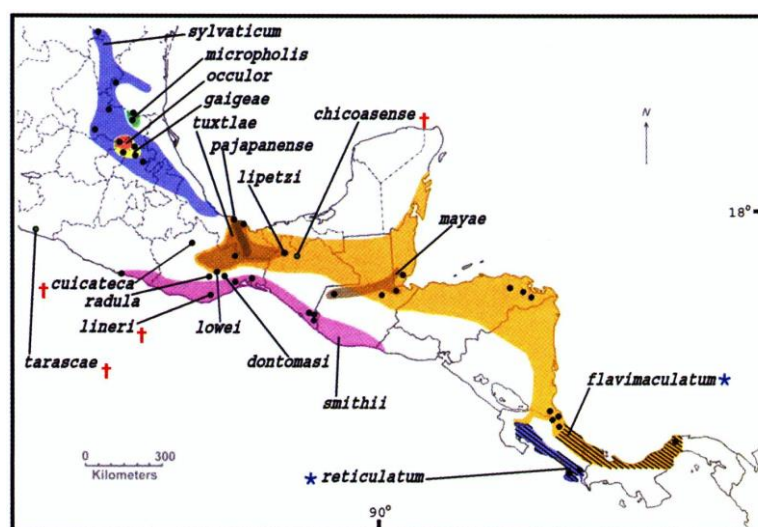
Čeleď Xantusiidae zahrnuje tři rody z Nového světa: monotypický rod *Cricosaura* z Kuby, *Xantusia* s jedenácti druhy (Sinclair et al., 2004) a největší rod *Lepidophyma* rozšířený ve Střední Americe od Nuevo León a Michoacán v Mexiku až po Panamu (Obr. 1.), s výjimkou poloostrova Yucatan (Bezy & Camarillo, 2002; García-Vázquez et al., 2010; Noonan et al., 2013). Molekulární data ukazují rod *Cricosaura* jako sesterský ke skupině *Lepidophyma* + *Xantusia*, přičemž všechny tři rody jsou považovány za monofyletické (Noonan et al., 2013). Bezy & Camarillo (2002) píší o 17 druzích z rodu *Lepidophyma*, Márquez a kol. (2008) popsali další druh *Lepidophyma cuicateca* z Oaxaca a zatím poslední popsaná *Lepidophyma zongolica* zvyšuje počet druhů na 19 (García-Vásquez et al., 2010).

Na základě morfologických znaků byl rod *Lepidophyma* rozdělen do dvou podrodů: *Gaigeia* a *Lepidophyma* (Smith, 1973). *Gaigeia* je komplex druhů kolem *L. gaigae* (*L. dontomasi*, *L. radula*, *L. lowei*, *L. cuicateca*), které představují jakýsi mezičlánek mezi *Xantusia* a *Lepidophyma* (Bezy & Camarillo, 1992). Tyto druhy jsou charakteristické malou velikostí a až na *L. gaigae* jsou vzácné, s distribucí v horách v Oaxaca (Canseco-Márquez et al., 2008). Podrod *Lepidophyma* zahrnuje větší druhy (61 – 120 mm) rozšířené v nižších nadmořských výškách (Smith, 1973).

V rámci rodu *Lepidophyma* později molekulární fylogeneze na osmi druzích odhaluje 2 skupiny – severní (*L. gaigae*, *L. occulor*, *L. micropholis*, *L. sylvaticum* a *L. pajapanensis*) a jižní (*L. flavimaculatum*, *L. smithii* a *L. tuxtlae*) (Bezy & Sites, 1987). Pozdější výzkum dále rozdělil *Lepidophyma* na 4 hlavní klady: (1) jižní skupina složená ze šesti druhů (*L. flavimaculatum*, *L. reticulatum*, *L. lipetzi*, *L. tuxtlae*, *L. mayae*) a jednoho nepopsaného druhu z Mexika (*Lepidophyma* sp.), (2) severní skupina (*L. occulor*, *L. sylvaticum* a *L. micropholis*) sesterská (3) skupině Tehuantepec složené z malých druhů obývajících skalní štěrbinu (*L. dontomasi*, *L. radula*, *L. lowei* a *L. cuicateca*) a (4) poslední skupina větších druhů, které naopak skalní úkryty nevyhledávají (*L. smithii* a *L. lineri*) (Noonan et al., 2013).

Největší druhová diverzita rodu *Lepidophyma* je ve státech Oaxaca a Chiapas v Mexiku (10 druhů) a kolem pohoří Sierra Madre Oriental ve státě Querétaro a San Luis Potosí (Bezy & Camarillo, 2002). *L. smithii* spolu s *L. flavimaculatum* a *L. sylvaticum* mají poměrně široké, ale nesouvislé geografické rozšíření. Většina druhů je ale naopak vzácná s ostrůvkovitou distribucí,

kde jednotlivé známé lokality mohou být od sebe i značně vzdálené. Některé druhy jsou známy dokonce pouze z jedné nebo dvou lokalit na určitém pohoří (Bezy & Camarillo, 2002; Canseco-Marquez et al., 2008). Většina druhů je endemická v Mexiku (Canseco-Marquez et al., 2008). Příslušníci rodu se vyskytují v široké škále typů vegetace od polopouštních křovin po tropický deštný les. Podobně jako zbytek čeledi zástupci rodu *Lepidophyma* žijí samotářsky a skrytě mezi skalními štěrbinami, v chátrajících pařezech, kmenech stromů a lidských obydlích (Bezy & Camarillo, 2002; Goldberg, 2009). Byla u nich pozorována denní i noční aktivita a strava obsahuje ovoce a členovce (Mautz & Lopez-Forment, 1978). Všechny druhy, u kterých jsou dostupné reprodukční informace, jsou živorodé (Bezy & Camarillo, 2002).



Obr. 1. Mapa Mexika a Střední Ameriky znázorňující rozšíření druhů rodu *Lepidophyma*. Modrými hvězdičkami jsou označeny partenogenetické formy *L. flavimaculatum* a *L. reticulatum*. (Převzato od Sinclair et al. 2010)

1.1.1. Vznik obligátní unisexuality u rodu *Lepidophyma*

Některé populace *L. flavimaculatum* a všechny známé populace *L. reticulatum* jsou unisexuální. V tomto případě unisexualita zřejmě není spojená s mezidruhovou hybridizací, což je mezi obratlovci jediná známá výjimka. Různé studie zatím selhávají v odhalení fixované heterozygotnosti naznačující někdy v minulosti hybridizaci mezi blízkými příbuznými druhy, která normálně předchází vzniku unisexuality (Bezy & Sites, 1987; Sinclair et al. 2010; Noonan et al., 2013).

Heterozygotnost u unisexuální populace *L. flavimaculatum* je zhruba dvojnásobná než u sexuální, nicméně je to stále v rozmezí ostatních studovaných druhů z čeledi Xantusiidae.

Tato vyšší heterozygotnost je díky fixované heterozygotnosti ve dvou lokusech (Pgdh-A a G3pdh-B) (Bezy & Sites, 1987). Stupeň heterozygotnosti dosažený zpočátku hybridizací záleží na míře rozdílnosti rodičovských druhů. Pokud by unisexuální populace *L. flavimaculatum* byla hybridního původu, rodičovské druhy by se musely lišit jen ve dvou nebo třech alelách, nebo by musela být heterozygotnost potlačena rekombinací (Bezy & Sites, 1987). Nicméně zjevná fixovaná heterozygotnost v Pgdh-A lokusu u bisexuální populace *L. flavimaculatum* je těžko vysvětlitelná. Samci se ve studované populaci vyskytují málo (8%) a je možné, že geneticky nepřispívají k reprodukci. Jiné vysvětlení je, že Pgdh-A skupina ve skutečnosti nereprezentuje alelický heterozygotní stav, ale nějakou epigenetickou nebo post-translační modifikaci. Pokud by toto vysvětlení bylo správné, míra heterozygotnosti u unisexuální a sexuální populace *L. flavimaculatum* by byla nižší a blíže průměru pro ostatní xantusidy (Bezy & Sites, 1987).

Jaderná i mitochondriální data silně podporují nezávislý vznik obligátní unisexuální reprodukce u *L. reticulatum* a *L. flavimaculatum* (Sinclair et al. 2010; Noonan et al., 2013). Sinclair a kol. předpokládají, že unisexualita vznikla v rámci rodu *Lepidophyma* nejméně dvakrát, prvně u *L. reticulatum* a později u některých populací *L. flavimaculatum*. Fixovaná homozygotnost unisexuálních populací *L. flavimaculatum* ve všech zkoumaných mikrosatelitních lokusech a absence důkazů parentálního původu jaderné sekvence naznačuje relativně nedávnou mutační událost vedoucí k unisexualitě. Jako alternativní možnost uvažuje jedinou ztrátu sexuálního rozmnožování u společného předka *L. reticulatum* a *L. flavimaculatum*, následovanou zvratem zpět k sexuální reprodukci u předka sexuálních populací *L. flavimaculatum*. Tuto teorii nicméně Noonan a kol. považují za nepravděpodobnou.

1.1.2. Reprodukční biologie rodu *Lepidophyma*

Informací o reprodukční biologii ještěřů z rodu *Lepidophyma* není mnoho. Výhradně samičí populace druhu *L. flavimaculatum* z Panamy rodí mláďata na začátku období dešťů od konce dubna do začátku června a pohlavně dospívají ve věku zhruba 20 měsíců (Telford & Campbell, 1970). Páření u sexuálních druhů probíhá na konci léta. Histologické rozbory gonád u bisexuálních populací z Kostariky ukázaly, že jenom část dospělých samic byla reprodukčně aktivní, takže se samice zřejmě nerozmnožují každý rok (Goldberg, 2009). *L. pajapanensis* vykazuje asynchronnost v reprodukční fenologii mezi samci a samicemi. K páření dochází během léta, ale u samic začíná vitelogeneze až během prosince, což naznačuje, že samice zřejmě zadržují spermie do dalšího jara. Samice rodí od konce května do začátku června (Mendez-De

La Cruz, 1999), nicméně byl zdokumentován porod čtyř mlád'at také na konci srpna (Cortés & Bezy, 1990). *L. sylvaticum* rodí v průměru $4,7 \pm 0,4$ (rozmezí 1-7) mlád'at od července do srpna v době největších dešťů. Počet mlád'at u tohoto druhu nekoreluje s velikostí samice (Ramírez-Bautista et al., 2008).

1.1.3. Velikost a pohlavní dimorfismus rodu *Lepidophyma*

Pohlavní dimorfismus u rodu *Lepidophyma* zatím téměř není prozkoumaný. U druhu *L. pajapanensis* dorůstají dospělé samice průměrné velikosti 79 mm a samci 78 mm, takže u nich žádný výrazný dimorfismus ve velikosti není (Mendez-De La Cruz, 1990). Podobně v délce těla není dimorfní ani *L. sylvaticum*, kde samci mají v průměru 75 mm a samice 76 mm. Samci ale mají signifikantně větší hlavu a končetiny než samice (Ramírez-Bautista et al., 2008). U druhu *L. flavimaculatum* měří dospělí samci průměrně 87,5 mm a samice 85,0 mm (Goldberg, 2009).

1.2. Pohlavní dimorfismus u plazů

Samci a samice se od sebe kromě pohlavních orgánů mohou lišit také v dalších fenotypových znacích. Jednotlivá pohlaví mohou být rozdílná jak ve velikosti těla (SSD – sexual size dimorphism), či některé jeho části, tak například ve zbarvení nebo nějaké speciální struktuře. Pohlavní dimorfismus je u plazů všeobecně rozšířený, kromě různé celkové velikosti těla mezi pohlavími je nejčastěji pozorována větší hlava (HSD – head size dimorphism) a delší ocas a končetiny samců oproti stejně velkým samicím (Olsson et al., 2002). U některých čeledí je pravidlem větší samec nebo samice, kdežto jinde existuje značná variabilita bez jasného trendu (Cox et al., 2007). Pohlavní dimorfismus ve prospěch samců je velmi výrazný například u některých anolisů (Butler et al., 2000), mořských leguánů rodu *Amblyrhynchus* (Wikelski & Trillmich, 1997) a leguánků rodu *Tropidurus* (Perez-Mellado & De la Riva, 1993). Oproti tomu samice přerostou samce například u některých ropušníků (Zamudio, 1998). U hadů, na rozdíl od ještěřů, bývá častěji větší samice. Podobně je tomu u želv. Naopak u krokodýlů je pravidlem větší samec (Cox et al., 2007).

Obecným trendem v SSD je tzv. Renschovo pravidlo, které říká, že samice jsou větší než samci spíše u malých druhů a samci větší než samice spíše u druhů velkých a rozdíl ve velikosti mezi pohlavími roste s velikostí těla (hyperalometrie) u druhů s většími samci a klesá s velikostí těla (hypoalometrie) u druhů, u kterých je větší samice. Toto pravidlo poukazuje na

větší evoluční divergenci ve velikosti samců, bez ohledu na to, které pohlaví je větší (Abouheif, & Fairbairn, 1997).

1.2.1. SSD

Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla (SSD) je základní a široce rozšířený fenomén, kdy jedinci jednoho pohlaví jsou charakteristicky větší než jedinci pohlaví opačného. Vznik SSD se snaží vysvětlit některé adaptivní hypotézy jako výsledek selekce upřednostňující různou velikost samců a samic. Příčinou vzniku pohlavního dimorfismu ve velikosti se zabýval již Darwin (1871), který popsal různé selekční tlaky přírodního a pohlavního výběru, které by potenciálně mohly mít na svědomí jeho vznik. Patří mezi ně přírodní selekce k redukci kompetice rozdělením potravních nik a selekční tlak na velikost samice, pokud je velikost těla korelována s velikostí snůšky (fecundity advantage hypothesis) (Tinkle et al., 1970). Dalším důležitým faktorem ovlivňujícím pohlavní dimorfismus je pohlavní výběr skrze souboje samců (intrasexual selection hypothesis) a samičí volbu (intersexual selection).

1.2.1.1. Evoluční hypotézy vzniku SSD

Pohlavní výběr vychází z rozdílné reprodukční úspěšnosti různých jedinců stejného pohlaví a může působit prostřednictvím soutěžení samců o samice (intrasexuální výběr) a samičí volby (intersexuální selekce). Pokud je vnitropohlavní výběr zprostředkován přímými interakcemi mezi samci, tak větší velikost přináší výhodu, která se promítá do reprodukčního úspěchu. Zvláště u polygynních a teritoriálních druhů tak může být velikost těla důležitým faktorem. Větší reprodukční úspěch větších a dominantnějších samců byl pozorován u mnoha druhů ještěřů. Například ve sledované populaci anolise rudokrkého (*Anolis carolinensis*) zhruba polovina mláďat patřila méně než 15% největších a nejaktivnějších samců (Ruby, 1984). Dominance a agresivita spojená s větší tělesnou velikostí samců byla zaznamenána také u anolise šedého (*Anolis sagrei*) (Tokarz, 1985), ameivy portorické (*Ameiva exsul*) (Lewis & Saliva, 1987), ještěrky obecné (*Lacerta agilis*) (Olsson, 1992) a dalších druhů.

Samotná přítomnost sexuální selekce však sama o sobě nestačí k určení, které pohlaví bude u daného druhu větší. Existují výjimky, kdy navzdory teorii sexuální selekce je větší samice u teritoriálních druhů nebo naopak výrazně větším pohlavím jsou samci u druhů neteritoriálních. Mezi takové případy, kdy změny v SSD nejsou doprovázeny změnami ve

výskytu agresivního chování mezi samci, patří například některé druhy z čeledi Eublepharidae, které vykazují samčí agresivitu a současně mají větší samice (Kratochvíl & Frynta, 2002).

Dalším způsobem, jakým pohlavní výběr může působit na velikost těla je samičí volba partnera. Velikost těla je dědičná a tak synové velkých samců budou také velcí, tudíž více úspěšní v kompetici s ostatními samci a s větší šancí se rozmnožit. Ačkoli u některých plazů samičí volba větších samců pozorována byla (Cooper & Vitt, 1993), není všeobecně rozšířená (Olsson & Madsen, 1995; Cox et al., 2007).

Kromě pohlavního výběru může vznik SSD ovlivňovat také selekce na plodnost. Jejím základním předpokladem je, že plodnost samice (velikost snůšky) roste s její velikostí. U většiny ještěřů velikost snůšky skutečně pozitivně koreluje s velikostí samice (Tinkle, 1961; Du et al., 2005; Meiri et al., 2015), takže selekce na vyšší plodnost by mohla vést ke zvětšování tělesné velikosti. U druhů s neměnným počtem vajec by tak selekce na velikost samic měla být naopak slabá. Přesto jsou druhy s invariantní snůškou, u kterých je samice větší než samec (Kratochvíl & Frynta, 2002). Vliv velikosti na plodnost se tak zřejmě může projevat i jiným způsobem, než jen zvětšením snůšky. Laboratorní experiment na madagaskarských gekonech (*Paroedura picta*) s invariantní snůškou odhalil značnou plasticitu v reprodukčních vlastnostech odrážející množství dostupné potravy. Dobře krmené samice kladly častěji a měly větší vejce. Navzdory očekávání však dorostly stejné velikosti, jako méně krmené samice, takže vlastností pozitivně korelující s plodností v tomto případě nebyla délka těla, ale váha (Kubička & Kratochvíl, 2009).

Cox a kol. (2003) provedli srovnávací fylogenetickou analýzu z dat reprezentujících 302 druhů ještěřů, aby otestovali hypotézu sexuální selekce k větším samcům a přírodní selekce k větším samicím. Ukázali, že SSD je sice obecně korelován se samčí agresivitou a teritorialitou, ale došli k závěru, že evoluční posuny v těchto vlastnostech vysvětlují méně než 2 % variability v SSD. Mnohem silnější korelaci našli například mezi poměrem samčího a samičího domácího území. S velikostí snůšky a reprodukční frekvencí SSD koreluje silněji, i tak však podle jeho výsledků vysvětluje méně než 8 % změn v SSD. Intrasexuální selekce pro větší samce a přírodní selekce pro větší samice tak nepochybně pomáhají v pochopení SSD u plazů, neposkytují však úplné vysvětlení. Scharf a Meiri (2013) ještě tuto analýzu svými výsledky doplnili a podpořili předpoklad, že existuje selekce na větší velikost těla u samců teritoriálních druhů, nicméně že je to spíše vedlejší následek selekce na velikost hlavy používané jako zbraň v soubojích.

1.2.2. Pohlavní dimorfismus ve tvaru těla

Pohlavní dimorfismus se kromě rozdílné velikosti samců a samic může projevat i jiným tvarem těla. U samců vnitropohlavní výběr může vést nejen k celkovému zvětšování, ale také ke zvětšování částí, kterými lze bojovat s ostatními samci. Typicky je to hlava (HSD – head size dimorphism), protože v bojích používají především čelisti. Zvětšování hlavy je proto zřejmě výhodné nejen možností více otevřít tlamu, ale zvětšený obvod hlavy také umožňuje hypertrofii žvýkacích svalů a tím zesílení stisku čelistí (Herrel et al., 2001). To se může dobře uplatnit nejen v soubojích mezi samci, ale také při přidržování samice během páření nebo ke snížení vnitrodruhové kompetice rozdělením potravních nik. Bohužel je často těžké rozlišit přesnou příčinu vzniku HSD (Braña, 1996).

Carothers (1984) testoval hypotézu pohlavního výběru na 9 druzích ještěřů z podčeledi *Iguaninae*. Vybral herbivorní druhy, aby eliminoval selekční tlak na zvětšování čelistí z důvodu potravní kompetice, jako tomu může být u insektivorních druhů. V souladu s hypotézou sexuální selekce druhy s málo agresivními samci vykazovaly malý nebo žádný pohlavní dimorfismus ve velikosti hlavy. Agresivní a polygynní druhy byly signifikantně dimorfní ve velikosti těla i hlavy. Velikost hlavy se u samců těchto druhů zvětšovala alometricky s délkou těla. U scinka *Niveoscinius microlepidotus* jsou samci větší a mají už od vylíhnutí relativně větší hlavu než samice. Ale velikost hlavy, na rozdíl od délky těla, zřejmě v sexuální selekci u tohoto druhu naopak nehraje žádnou roli (Olsson et al., 2002).

Na pohlavní dimorfismus ve tvaru těla může působit selekce přímo, nebo to může být jen nepřímý výsledek selekce na SSD. Pro odlišení těchto možností byl sledován HSD u scinka *Eulamprus quoyii*, který ve velikosti těla dimorfní není. Samci i tak měli signifikantně širší hlavu, takže selekční tlak ovlivňující pohlavní dimorfismus ve tvaru těla je zřejmě podobný jako u druhů s výrazným SSD a není dán pouze alometrickým vztahem mezi velikostí těla a hlavy (Schwarzkopf, 2005).

Pohlavní dimorfismus ve velikosti hlavy, potažmo ústního ústrojí, může mít kromě pohlavní selekce také ekologickou příčinu ve snaze o rozrůznění potravních nik. Je zjevné, že zvířata s větší hlavou jsou schopna více otevřít tlamu, což je pro ně výhodné. Navíc pohlaví s větší hlavou může být schopno také silněji kousnout, což dále zvětšuje potravní spektrum a snižuje potravní kompetici. Herrel a kol. (2001) měřili velikost hlavy a sílu stisku u *Podracis muralis* a *Lacerta vivipara* a potvrdili, že zvířata s menší hlavou měla slabší stisk čelistí a vybírala si spíše měkké kořisti. Naopak Braña (1996) sledoval velikost přijaté kořisti u osmi druhů lacertidů s výrazným HSD a našel pouze slabou souvislost, pouze u tří druhů samci žrali

prokazatelně větší kořist. Testování hypotézy vzniku pohlavního dimorfismu kvůli redukci potravní kompetice na anolisech dokonce ukázala, že si více konkurují, když jsou samci a samice stejně velcí, než když bylo jedno pohlaví větší, ať už samci, nebo samice. Samci jedli větší kořist když byli větší než samice, ale i když byli podobně velcí. Největší překryv velikosti kořisti se samičí měli o trochu menší samci. Nicméně samicím nejvíce konkurovali právě velcí samci, kteří spotřebovali kořisti za jednotku času více a více ujídali ze samičího potravního spektra. Stejně velcí samci a samice spotřebovali stejné množství potravy, ale samci žrali i větší kořist (Stamps et al., 1997). Tyto rozdíly ve spektru velikosti přijímané kořisti stejně velkých samců a samic jsou zřejmě způsobeny právě díky HSD, která byla u anolisů zdokumentována (Preest, 1994). Velikost hlavy tak zřejmě relativně zmírňuje potravní konkurenci mezi samci a samicemi rozšířením samičího potravního spektra, přestože velcí samci stále spotřebují celkově více potravy.

Je těžké rozlišit, zda je za HSD zodpovědný spíše pohlavní výběr nebo rozrůznění potravních nik. Tyto dva mechanismy se však nevylučují, takže u vysoce teritoriálních druhů s častými souboji mezi samci pohlavní selekce možná předcházela divergenci potravních nik, která dále pomáhala udržet nebo zvětšit pohlavní dimorfismus (Herrel et al., 2001).

Měření pohlavního dimorfismu ve velikosti různých částí těla se typicky vztahuje k délce těla od špičky rostra po kloaku (SVL snout-vent length), což ovšem kombinuje délky dvou odlišných částí, a to hlavy a trupu (Braña, 1996). To může vést k nesprávné interpretaci, pokud tyto složky samy o sobě jsou pohlavně dimorfní. Zaměření se pouze na celkovou délku těla tak opomíjí možný selekční tlak na její jednotlivé části. Kratochvíl a kol. (2003) otestovali alternativní vysvětlení na ještěrce živorodé (*Lacerta vivipara*), že za pohlavní rozdíly ve tvaru těla je ve skutečnosti zodpovědný jediný znak, kterým je délka trupu, zatímco ostatní části těla jsou vzájemně vysoce korelované a rostou se stejnou alometrií. Tento pozitivně alometrický růst trupu u samic potom vede k tomu, že se nám zdají pohlavně dimorfní naopak části těla, jako je hlava, ocas a nohy. Také u leguánka stepního (*Sceloporus undulatus*), jehož samice dosahují větší velikosti než samci, je pohlavně dimorfním znakem především délka trupu. U mladých samců i samic roste hlava podobně, ale při dosažení pohlavní dospělosti je intenzita růstu hlavy u samic nižší než u samců a u dospělých samců je lehce vyšší než u juvenilních samců. Pohlavní rozdíl ve velikosti hlavy u dospělců je tak dán zjevným snížením relativní velikosti hlavy u dospělých samic proti nedospělým a relativním zvětšením hlavy u samců. Samice podobných rozměrů jako samci dosahují naopak intenzivnějšího růstu trupu po dosažení pohlavní dospělosti. Absolutní velikost hlavy dospělých samců a samic je tak

podobná, liší se především v délce trupu (Cooper & Vitt, 1989). Scharf a Meiri (2013) shromáždili data o 610 druzích ještěřů a potvrdili předpoklad, že ve většině případů samci mají relativně větší hlavy, zatímco samice trup. Samci byli větší v celkové délce těla u 55,7 % druhů, ale větší hlavu než samice měli u 69,3 % druhů. Druhy s většími snůškami měly v souladu s hypotézou fekunditní selekce relativně větší trup.

1.2.3. Ontogeneze pohlavního dimorfismu

Pohlavní dimorfismus není jenom statický znak dospělé populace daného druhu, ale odráží nestejný růst těla nebo některé jeho části během ontogeneze. Příčinou bývá nelineární růst a různá věkově specifická rychlost růstu. K určení kritické periody pro vznik pohlavního dimorfismu je nezbytné sledovat a porovnat růstové křivky pro jednotlivá pohlaví.

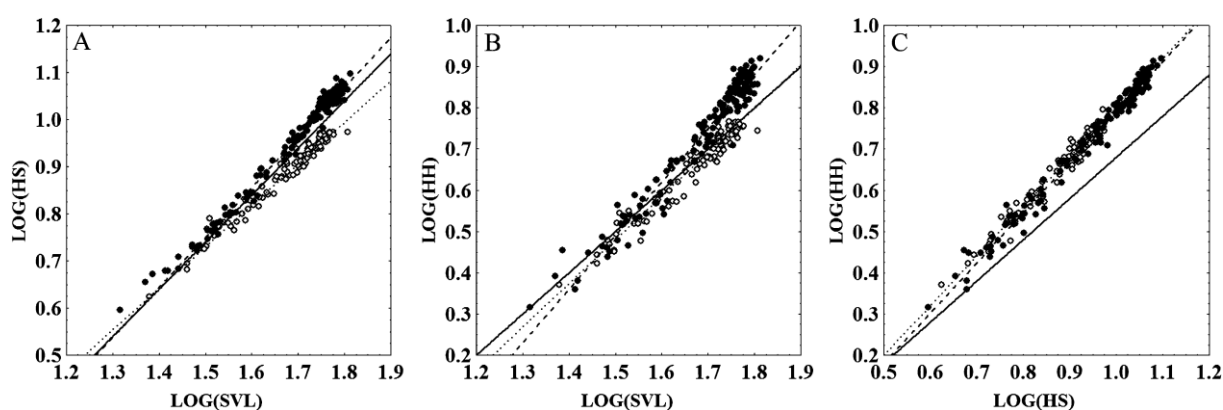
Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla může vznikat v různou dobu ontogenetického vývoje a díky různým mechanismům, které se dají shrnout do dvou skupin. SSD je ovlivněn procesy už během dospívání, jako je rychlost růstu nebo doba dospívání, nebo vzniká až v dospělosti díky rozdílům v růstu nebo přežívání mezi pohlavími. Tato druhá hypotéza však není dobře aplikovatelná na druhy s malým nebo žádným růstem v dospělosti a pravděpodobně neovlivňuje směr SSD (Shine, 1990).

Pokud zvíře pohlavně dospěje již v malé velikosti, ale dále roste, další rozdíly v distribucích velikostí samců a samic může ovlivnit mnoho faktorů. Rozdíly mezi předpokládanou růstovou křivkou samců a samic a skutečným rozložením velikostí pozorovaným v přírodě mohou indikovat například jinou věkově specifickou mortalitu mezi pohlavími nebo vysokou samčí teritorialitu vyřazující malé samce. Tak je tomu zřejmě třeba u anolisů, u kterých jsou samci často větší než by očekával model v místech s lokálně vyšší hustotou jedinců, kde malí samci nejsou schopni ubránit teritorium (Stamps et al., 1994). Oproti tomu třeba u leguánků *Sceloporus virgatus* a *S. jarrovi* podobné vlivy pozorované nebyly a výsledný SSD byl tak způsoben různými růstovými křivkami (Cox & John-Alder, 2007).

Velikost při dosažení pohlavní dospělosti pozitivně ovlivňuje asymptotickou velikost u mnoha druhů s neukončeným růstem (Stamps et al., 1998). Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla může ovlivnit rozdíly v délce dospívání mezi pohlavími tím, že větší pohlaví dospěje v pozdějším věku, protože k dosažení větší velikosti potřebuje více času. Tomu se lze vyhnout několika způsoby. Větší pohlaví bude při narození větší, bude mít rychlejší růst nebo menší poměr velikosti v době dosažení dospělosti k asymptotické velikosti než menší pohlaví.

Poslední možnost bývá u taxonů s neukončeným růstem nejčastější, byla pozorována například u anolisů (Stamps & Krishnan, 1997).

Dalším často pohlavně dimorfním znakem u plazů je velikost hlavy. Kaliontzopoulou a kol. (2008) sledovali ontogenezi HSD na dvou druzích ještěrek z rodu *Podarcis* a sestavili trajektorie růstu jednotlivých rozměrů hlavy k délce těla pro samce a samice. Mláďata byla monomorfní ve všech rozměrech hlavy, kromě celkového tvaru. Dospělci se lišili v alometrii, samci vykazovali neúměrné zvětšení hlavy. Nicméně šířka a výška hlavy rostla s její velikostí podobně u obou pohlaví, což by mohlo poukazovat na nějaké vývojové omezení. Hlavním rozdílem je tak celková délka hlavy proti délce těla (Obr. 2.).



Obr. 2. Vztah mezi výškou hlavy (HH – head height), velikostí hlavy (HS – head size) a délkou těla (SVL -snout-vent length) u ještěrky *Podarcis bocagei*. (Převzato od Kaliontzopoulou a kol., 2008)

1.3. Vztah velikosti samice a vlastností snůšky

Plazi mají pestrou škálu reprodukčních strategií, někteří se rozmnožují s různou pravidelností po celý rok, zatímco jiní mají jasně odlišenou reprodukční sezónu, ve které se mohou rozmnožovat jednou, nebo i vícekrát. Také jsou rozdíly ve velikosti snůšky. Některé druhy mají ve snůšce mnoho vajec, jiné ji mají redukovanou pouze na jedno až dvě vejce. U ještěrů se také poměrně často vyvinula živorodost. Tato velká variabilita tak vede k různým reprodukčním strategiím. Jedním z nejdůležitějších evolučních znaků je relativní hmotnost snůšky (RCM – relative clutch mass) vzhledem k hmotnosti samice, velikost a počet jednotlivých mláďat (Tinkle et al., 1970).

Již Darwin (1871) předložil myšlenku, že přírodní selekce by mohla favorizovat větší samice, pokud by velikost pozitivně korelovala s plodností. Na širší škále napříč druhy skutečně platí, že samice druhů s většími snůškami jsou pod silnější selekcí k zvětšování trupu, potažmo

celkové délky těla (Scharf & Meiri, 2013). Většina ještěřů má typicky snůšky s více mláďaty, jejichž počet pozitivně koreluje s velikostí samice. Méně častou reprodukční strategií vykazují gekoni a anolisi, kteří mají extrémně redukované snůšky na jedno až dvě vejce. U těchto druhů by tlak na větší velikost samic měl být menší (Shine, 1988). Příčiny vzniku invariantní snůšky jsou různé. U anolisů to mohlo být zřejmě následkem minimalizace fyzické zátěže kvůli stromovému životu vykompenzované častějším kladením, oproti tomu u gekonů se zřejmě mohlo jednat o selekci k zvětšování mláďat, protože relativní hmotnost celého vrhu může být u primitivnějších čeledí srovnatelná s druhy s variabilní snůškou (Kratochvíl & Kubička, 2007). Redukovaná snůška by mohla být výhodná v prostředí s dlouhou reprodukční sezónou, jako jsou například tropy. Takové druhy by potom měly být vzácnější s vyšší nadmořskou výškou a zeměpisnou šířkou (Vitt & Price, 1982).

Hodnocení jednorázové reprodukční události by ale mohlo vést k chybným závěrům, protože podle *life-history* teorie mají zvířata snahu maximalizovat celoživotní reprodukční úspěch, ne pouze současnou reprodukci. Samice, které produkují velké snůšky tak nutně nemusí mít celkově za život více potomků, než samice produkující malé snůšky. Svojí roli hraje například *trade-off* mezi růstem a reprodukcí. Pokud je přísun energie omezen, tak každá alokace do růstu redukuje alokaci do rozmnožování a naopak. Model by tak byl nejvíce platný u druhů, které nejsou energeticky limitované dostupností zdrojů (Shine, 1988).

1.3.1. Relativní hmotnost snůšky

O tom, co ovlivňuje relativní velikost snůšky, branou jako poměr mezi její celkovou váhou a váhou samice, existuje více hypotéz. Jedním pohledem je optimální alokace zdrojů mezi růst, údržbu, zásoby a reprodukci, která se může měnit s věkem. Pro maximalizaci fitness je klíčové především rozvržení mezi růst a reprodukci. Optimální strategie je podle této teorie alokovat zdroje nejvíce tam, kde je selekční tlak největší a současně alokovat do více subsystémů tehdy, působí-li na ně selekce stejně silně (Perrin & Sibly, 1993). Hierarchickou alokaci zdrojů navrhli Kubička a Kratochvíl (2009) podle výsledků laboratorního experimentu na gekonu madagaskarském (*Paroedura picta*). Manipulovali u samic množstvím dostupné potravy, aby otestovali vliv na růst a reprodukci. Navzdory očekávání samice méně krmené nedorostly menší velikosti, přestože měly na konci experimentu méně tukových zásob. Rozmnožování už ale ovlivněné dietou bylo, méně krmené samice měly menší vejce a kladly

v delších intervalech. Zdroje tak samice investovaly nejdřív do růstu, potom do reprodukce a teprve nakonec do zásob.

Vitt a Price (1982) považují relativní velikost snůšky jako výsledek odlišného selekčního tlaku než je počet mláďat nebo jejich velikost. Relativní váha snůšky má vliv na schopnost útěku před predátory a strategii lovu. Pro aktivní lovce je důležitá dobrá pohyblivost a spíše než schovávání se před predátory dávají přednost rychlému úniku. Relativní váha snůšky je proto u takových druhů obecně menší než u *sit-and-wait* lovců, kteří většinu času sedí bez hnutí a pozornosti predátorů se snaží vyhnout kryptickým zbarvením. RCM na druhové úrovni tak možná nekoreluje přímo s reprodukčním úsilím, ale je v těsné koevoluci s loveckou a únikovou strategií druhu (Vitt & Congdon, 1978).

Také variabilita ve velikosti snůšky je u jednotlivých druhů různá. Srovnávací studie na australských scincích naznačuje, že variabilita ve velikosti snůšky je nižší u malých druhů s malou variabilitou ve velikosti dospělých samic a druhů s malou průměrnou velikostí vrhu (Shine & Greer, 1991).

1.3.2. Optimální velikost mláďete

Tento model vychází z předpokladu, že organismus má nějaké množství dostupné energie, které může investovat do reprodukce k maximalizování svého celkového příspěvku do další generace. Energie investovaná v daný čas do reprodukce je tak omezená a je nutné ji nějak rozdělit mezi jednotlivá mláďata (Smith & Fretwell, 1974). Optimální velikosti vejce, resp. mláďete, se snaží hledat kompromis mezi počtem a velikostí mláďat, tedy mezi kvantitou a kvalitou. Jejím předpokladem je, že velikost vejce je negativně závislá na velikosti snůšky a současně přežívání mláďat pozitivně koreluje s jejich velikostí. Optimalizace se tak snaží vyřešit konflikt mezi selekcí na vysokou plodnost, která upřednostňuje hodně malých potomků a selekcí na větší životaschopnost zabezpečenou naopak menším počtem větších potomků (Smith & Fretwell, 1974).

Výsledky manipulací s velikostí snůšky potvrzují negativní korelaci mezi velikostí a počtem vajec u druhů s invariantní snůškou (Sinervo et al., 1992), ale větší mláďata ne vždy přežívají lépe, závisí to na mnoha dalších faktorech, jako je například doba v rámci rozmnožovací sezóny, konkrétní rok, populace nebo i pohlaví (Sinervo et al., 1992). U leguánka pestrého (*Uta stansburiana*) počet mláďat ve snůšce a jejich velikost dokonce kolísá i během reprodukční sezóny, samice postupně zmenšují počet vajec a zvětšují velikost jednotlivých

potomků (Tinkle, 1961). U tohoto druhu bylo pozorováno, že větší mláďata většinou lépe přežívají do další sezóny (Ferguson & Fox, 1984), takže posun ve velikosti snůšky a mláďat by mohl být adaptivním mechanismem. Potomci vylíhlí později v sezóně nejsou o tolik menší než mláďata ze začátku sezóny a mohou tak lépe odolávat kompetici a predaci (Ferguson et al., 1982).

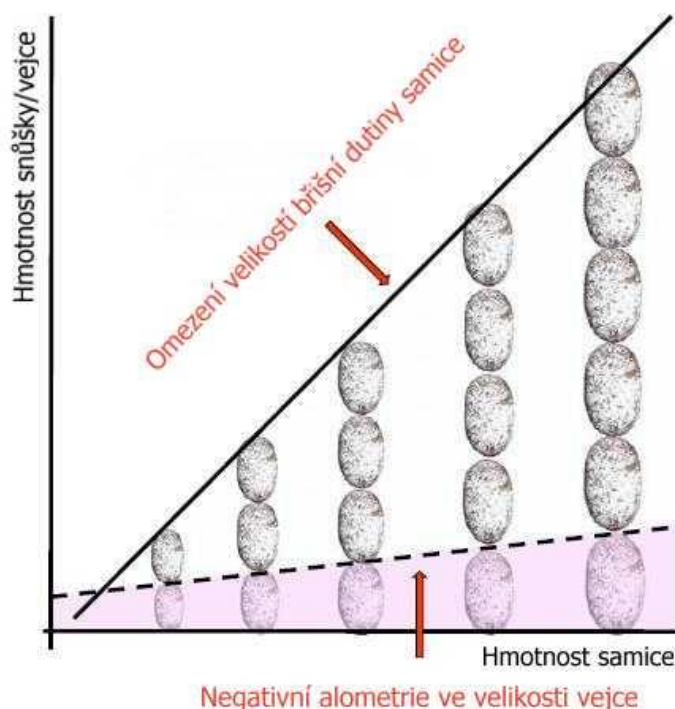
Alternativní hypotéza říká, že později v sezóně jsou nejisté zdroje potravy a nižší teploty, které mohou ohrozit úspěšnost reprodukce. Proto je lepší mít na konci sezóny méně vajec, u kterých je menší šance, že celá reprodukce selže kvůli nedostatku zdrojů. Větší velikost mláďat tak není prioritou této strategie, ale spíše vedlejším efektem (Nussbaum, 1981; James & Whitford, 1994). Podobný trend byl sledován i u leguánka *Sceloporus virgatus*, který má v období sucha početně relativně malé snůšky s většími mláďaty než v období dešťů (Abell, 1999).

Nakolik přežívání mláďat ovlivňuje samotná velikost, nebo zda je důležitější načasování snůšky, se také pokoušeli zjistit Warner a Shine (2007) u agamy *Amphibolurus muricatus* pomocí manipulace s velikostí u části mláďat odebráním žloutku z čerstvě sneseného vejce a vypuštěním vylíhlých mláďat a jejich monitorováním v přírodě. Výsledky překvapivě ukázaly, že manipulace s velikostí nijak neovlivnila přežívání mláďat, nebyly signifikantní rozdíly ani mezi pohlavími. Jediným významným faktorem byla doba vylíhnutí, mláďata z konce sezóny přežívala lépe než ze začátku. Nicméně ta mláďata, která se narodí brzy a přežijí do další sezóny, se mohou hned v následujícím roce rozmnožovat. Časně snůšky se tak z hlediska fitness mohou více vrátit a je tak možná výhodné investovat do reprodukce co nejdříve a maximalizovat relativní velikost snůšky na začátku sezóny i na úkor velikosti jednotlivých mláďat, jak to bylo u některých ještěřů pozorováno (Tinkle, 1961, Warner & Shine, 2007).

U většiny druhů plazů je velikost snůšky, mláďat a samice vzájemně korelována (Tinkle, 1961; Du et al., 2005). I na mezidruhovém měřítku mají větší druhy absolutně větší snůšky i mláďata, ale relativní velikost mláďat k velikosti samice se naopak s velikostí druhu zmenšuje (Meiri et al., 2015). Například u ještěrkovitých mají nejmenší druhy mláďata 44 % průměrné délky dospělé samice, zatímco u těch největších druhů je to jenom 29 %. Celková hmotnost vrhu ale roste isometricky, takže větší druhy mají více relativně menších mláďat a menší druhy neinvestují relativně více do reprodukce (Bauwens & Diaz-Uriarte, 1997).

Příčinou této mezidruhové negativní alometrie ve velikosti mláďat, podle které klesá relativní velikost snůšky s velikostí druhu, jsou zřejmě zodpovědné fyziologické procesy a

morfologická omezení limitující velikost vajec shora a požadavky na minimální velikost životaschopných mláďat určující její spodní hranici. U velkých druhů může být velikost vejce ovlivněna kromě morfologického omezení prostoru v břišní dutině a šířkou pánve i příliš dlouhou inkubační dobou. Naopak u malých druhů se velikost mláďat může blížit minimální velikosti splňující požadavky na komplexitu orgánů při dané velikosti buněk, schopnost kompetice a obstarání si potravy. Pro větší druhy je potom výhodnější nebo jediné možné zvyšovat počet mláďat, než jejich absolutní velikost (Bauwens & Diaz-Uriarte, 1997; Kratochvíl & Frynta 2006; Meiri et al., 2015).



Obr. 3. Schématické znázornění negativní alometrie ve velikosti vejce u druhů s variabilním počtem vajec. (Upraveno podle Meiri et al., 2015)

1.3.3. Vztah velikosti samice a mláďete

U plazů počet mláďat ve snůsce typicky pozitivně koreluje s velikostí samice, pokud se nejedná o druhy s odvozenou invariantní snůškou. Existuje také *trade-off* mezi počtem mláďat ve snůsce a jejich velikostí. Nabízí se otázka, jaká je závislost mezi velikostí samice a velikostí mláďat.

U ještěrkovitých velikost vajec koreluje pozitivně s velikostí samice, ale s její velikostí roste také velikost snůšky (Herman & Bout, 1998; Galán, 1999), čímž vzniká pozitivní korelace i mezi velikostí a počtem mláďat. Pokud se ale odstraní efekt velikosti samice a analyzovaly

se pouze reziduály představující rozdíl mezi očekávanými a naměřenými hodnotami, byl tento vztah signifikantně negativní. Mezi druhy byl silnější vztah mezi velikostí samice a vajec, než mezi velikostí vajec a velikostí snůšky (Herman & Bout, 1998). U ještěrky *Podarcis atrata* rostla hmotnost celé snůšky s délkou samice, ale relativní hmotnost s délkou samice nekorelovala, takže se poměr váhy s velikostí samice neměnil. Průměrná hmotnost vajec klesala s hmotností celého vrhu, takže větší snůšky obsahovaly menší mláďata nezávisle na délce těla samice (Castilla & Bauwens, 2000). U aligátorce modrého (*Gerrhonotus coeruleus*) pozitivně korelovala velikost jednotlivých mláďat s velikostí samice jenom u jedné ze tří sledovaných populací. Velikost snůšky nicméně se samičí velikostí korelovala pozitivně ve všech třech populacích (Stewart, 1979).

Pokud jsou větší mláďata v selekční výhodě a platí negativní korelace mezi počtem mláďat a jejich velikostí, potom by pro větší samice bylo výhodnější zvětšovat mláďata i na úkor velikosti snůšky. Byla by potom pozitivní korelace mezi velikostí samice a mláďat, ale velikost snůšky by zůstávala konstantní. Pokud je však selekční tlak jak na velikost, tak na počet mláďat, potom se s velikostí samice budou zvětšovat obě tyto složky.

1.4. Unisexuality u plazů

Proč je sexuální rozmnožování převládajícím způsobem reprodukce u živočichů je stále jedna z největších otázek v biologii (Hadany & Comeron, 2008). Tento typ reprodukce je velmi nákladný. Sexuálně se rozmnožující druhy musí hledat partnera a nést rizika a úsilí spojené se sexuálním chováním (Daly, 1978). Další nevýhodou sexuálního rozmnožování je rozbití osvědčených genetických kombinací a investice do synů. Samice, které vyprodukují určitý počet sexuálně vzniklých potomků, předají pouze polovinu množství svých genů do příští generace, než samice, které vyprodukují stejný počet mláďat klonálně. Této ztrátě se říká cena meiosis (Daly, 1978). Oproti tomu klonální reprodukce má nevýhodu v hromadění škodlivých mutací a vzhledem ke genetické uniformitě potomstva také větší riziko vymření a pomalejší vývoj druhu.

Unisexuální rozmnožování u obratlovců může mít různé formy. Při gynogenezi samice produkují neredukovaná vejce, která ale musí být stimulována spermiemi k začátku embryogeneze. Spermie většinou poskytují samci blízce příbuzných druhů, ale nijak nepřispívají do genetického materiálu potomků. Gynogeneze se vyskytuje u některých ryb a obojživelníků (Neaves & Baumann, 2011). Během hybridogeneze samice vytvářejí redukovaná

haploidní vajíčka, která musí být oplozená spermiemi jiného druhu. Potomci obsahují v somatických buňkách jak samičí, tak samčí část genomu, ale během oogeneze je paternální část vyloučena a vajíčka nesou chromozomovou sadu pouze od matky. Neprobíhá zpravidla žádná rekombinace, takže samčí genetický materiál je přítomný pouze jednu generaci a nepředává se do další (Schultz, 1969). Tento hemiklonální typ reprodukce se vyskytuje u unisexuálních žab a některých ryb. Skutečná partenogeneze se vyskytuje bez jakéhokoli přispění samce. Samice produkují diploidní vejce, která se spontánně vyvíjejí v životaschopné klonální potomky (Neaves & Baumann, 2011; Sinclair et al., 2009). Skutečná partenogeneze umožňuje vyhnout se dvojnásobné ceně sexuálního rozmnožování díky tomu, že není potřeba investovat do samců (Neaves & Baumann, 2011).

Bez ohledu na to, zda se jedná o hybridogenezi, gynogenezi nebo partenogenezi, studie ukazují některé společné rysy unisexuálních obratlovců. Tyto druhy jsou výsledkem hybridizace mezi blízkce příbuznými druhy, často jsou polyploidní a většinou vykazují vysokou míru jaderné genové diverzity (jako důsledek jejich hybridního původu), ale nízkou diverzitu mitochondriálních lokusů oproti svým sexuálním předkům (Adams et al. 2003).

Polyploidie a partenogeneze není u obratlovců úplně běžný fenomén, nicméně mezi rostlinami a bezobratlými je poměrně rozšířený. Zjevné jsou některé společné tendence v ekologické a geografické distribuci oproti blízkce příbuzným diploidním bisexuálním druhům. U rostlin je partenogeneze také úzce spjata s hybridizací a polyploidií (Wright & Lowe, 1968). Nově vzniklý druh, aby přežil, musí buď uspět v konkurenci s rodičovskými druhy, nebo obsadit novou niku. Partenogeneze by měla umožnit rychlý nárůst populace v krátkodobém horizontu, díky dvojnásobné reprodukční výhodě, která vzniká z absence samců (Smith, 1978). Partenogenetické organismy mají tendenci obsazovat určité typy prostředí, jako jsou vysoké nadmořské výšky, pouště, ostrovy, prostředí po disturbanci a okrajové habitaty (Wright & Lowe, 1968). Tento jev se obecně nazývá geografická partenogeneze a říká, že partenogenetické formy obsazují prostředí teplejší a sušší nebo chladnější a vlhčí než jejich sexuální příbuzní. Geograficky a ekologicky jsou podobní plevelům, obsazují habitaty pro sexuální druhy nevhodné. Každý jedinec může teoreticky rozšířit druh do nového habitatu. Dostupnost takového habitatu je zřejmě jedním z rozhodujících faktorů ovlivňujícím úspěšnost nově vzniklého hybridního druhu (Wright & Lowe, 1968).

Plazi jsou jediní žijící obratlovci, u kterých se vyvinula skutečná partenogeneze. Je známo více než 40 partenogenetických druhů šupinatých plazů, nicméně u želv, krokodýlů a

haterií partenogeneze nikdy zaznamenána nebyla. Vznik partenogeneze je u plazů, stejně jako u obratlovců obecně, úzce spjat s mezidruhovou hybridizací (Kearney et al., 2009). Až na jednu fascinující výjimku, kterou jsou ještěři z rodu *Lepidophyma* (Bezy & Sites, 1987; Sinclair et al., 2010; Noonan et al., 2013).

1.4.1. Mechanismy asexuality

U bisexuální reprodukce probíhá meiosa a formuje se jeden haploidní oocyt a 3 polární tělíska. Diploidie je obnovena fúzí oocyty se spermií. Haploidní vajíčka nejsou u obratlovců životaschopná, tudíž jedním z hlavních úkolů partenogeneze je produkce vajíček bez redukovaného počtu chromozomů. Toho lze docílit vícero způsoby. Genetické následky partenogeneze se liší v závislosti na přítomném cytologickém mechanismu, mláďata jsou buď kompletní homozygoti, nebo jsou geneticky identická jako matka (Groot et al., 2003). Zachovávání heterozygotnosti je klíčové pro kompenzaci snížené fitness spojené s nedostatkem genetické variability u partenogenetických druhů (Lutes et al., 2010).

U apomixie je meioza potlačena a oocyty jsou produkovány mitoticky. Neprobíhá žádná segregace a rekombinace, tudíž jsou potomci shodní s matkou a neztrácí se heterozygotnost (Lampert, 2008). Apomixie se vyskytuje hlavně u rostlin (Koltunow, 1993).

Během automixie je diploidní stav obnoven duplikací DNA a následnou meiozou nebo fúzí meiotických produktů. Mohou tak vznikat různí potomci, protože segregace a rekombinace probíhá mezi různými chromozomy (Mogie, 1986; Lampert, 2008). Pokud u fúze s oocytem splyne první polární tělísko, jedná se o centrální fúzi a zachovává se většina maternální heterozygotnosti. Potomci sdílejí všechny alely s matkou. Při terminální fúzi oocyt splyne naopak s druhým polárním tělískem a vzniklí potomci jsou převážně homozygoti, kteří sdílí s matkou zhruba polovinu alel (Lampert, 2008). Automixie je zřejmě více rozšířená u fakultativní partenogeneze.

V jiných případech dochází před meiotickým dělením k zdvojnásobení počtu chromozomů. Poté probíhají dvě normální meiotická dělení za vzniku diploidních gamet. Tento mechanismus byl podrobně popsán na tejoyitých ještěrech z rodu *Aspidoscelis* (Lutes et al., 2010). Hybridní původ partenogenetických druhů vysvětluje počáteční vysoký stupeň heterozygotnosti napříč genomem. Allozymová analýza u několika partenogenetických linií rodu *Aspidoscelis* ukázala překvapivě vysoké přetrvávání heterozygotnosti po několik generací. Lutes a kol. (2010) sledovali pomocí fluorescenční *in situ* hybridizace chromozomy během

meiosy a objevili, že párování probíhá nikoli mezi homologními chromozomy, ale mezi sesterskými. Rekombinace tak nemá žádný vliv, takže mláďata jsou geneticky identická jako matka a žádná heterozygotnost se neztrácí.

Mechanismy zachovávající ploidii ovlivňují také pohlaví potomků. Plazi se celkově vyznačují značnou variabilitou ve struktuře sexuálních chromozomů a způsobech určení pohlaví (Modi & Crews, 2005). Někteří ještěři mají pohlaví určené teplotou inkubace vajec. U těchto druhů se pohlaví v genomu neliší. Oproti tomu u všech hadů a mnoha ostatních ještěřů je pohlaví určeno už v okamžiku oplodnění vajíčka. Hadi skupiny Caenophidia mají herogametické samice (ZW), ještěři mohou mít heterogametické samice (ZW) i samce (XY) (Pokorna & Kratochvíl, 2009).

U apomixie jsou oocyty produkovány pomocí mitózy, takže jsou potomci geneticky totožní s matkou. Všechna mláďata jsou opět samice bez ohledu na genetický způsob určení pohlaví. Také u premeiotického zdvojení se rodí pouze samice, protože segregace a rekombinace probíhá mezi shodnými chromozomy. U automixie vznikají různí potomci, protože segregace a rekombinace probíhá mezi neidentickými homologickými chromozomy. U terminální fúze vznikne fúzí oocyty s druhým polárním tělískem homozygotní potomek. U centrální fúze, kdy splyne oocyt s prvním polárním tělískem, vzniká naopak heterozygot. Pokud jsou samice XX, terminální i centrální fúzí vzniknou pouze samičí potomci. ZW samice mohou terminální fúzí vytvořit individua s WW nebo ZZ genotypem (Lampert, 2008). ZZ jedinci jsou samci, u WW jedinců by životaschopnost záležela na míře degenerovanosti W chromozomů (Booth et al., 2011a; Booth et al., 2011b) a pohlaví na způsobu determinace pohlaví, tj. zda je na W chromozomu přítomen dominantní gen determinující samičí gonádu či zda je pohlaví určeno třeba počtem Z chromozomů v genomu.

1.4.2. Obligátní partenogeneze u plazů

Obligátní partenogeneze, charakterizována reprodukcí bez jakéhokoli přispění samců, byla pozorována u různých druhů plazů. Z čeledi Gekkonidae se partenogeneticky rozmnožuje například triploidní forma australského endemita *Heteronotia binoei* (Moritz, 1983), podobně sexuální a partenogenetické komplexy tvoří i *Nactus arnouxii* (Moritz, 1987). Asexuální *Lepidodactylus lugubris* vytváří diploidní i triploidní formy a vznikl zřejmě nejméně dvakrát, přičemž k triploidii došlo pravděpodobně zpětným křížením se sexuálními druhy (Moritz et al., 1993). V rodu *Hemidactylus* jsou partenogenetické tři druhy, všechny triploidní (Kluge &

Eckardt, 1969; Darevsky et al., 1984; Ota & Hikida, 1989). Obligátně partenogeneticky se rozmnožuje asi třetina ze zhruba 50 druhů tejkovitých ještěřů z rodu *Aspidoscelis* (dříve *Cnemidophorus*), původem převážně z jihozápadních Spojených států a Mexika. Mechanismem je premeotické zdvojnásobení počtu chromozomů (Lutes et al., 2010) a mohou vytvářet diploidní, triploidní a dokonce tetraploidní formy (Lutes et al., 2011). Partenogeneze se u tejkovitých vyskytuje i mimo rod *Aspidoscelis*, například u komplexu *Cnemidophorus tessellatus* ze střední Ameriky (Parker & Selander, 1976).

V čeledi Scincidae je popsán jediný partenogenetický komplex *Menetia greyii* obsahující sexuální i triploidní unisexuální formy (Adams et al. 2003).

Dále se partenogeneze vyskytuje u čeledi Lacertidae u některých druhů rodu *Darevskia* (Darevsky, 1966), Agamidae u jediného rodu *Leiolepis* (Darevsky & Kupriyanova, 1993) a Gymnophthalmidae (Pellegrino et al., 2011). Jediným obligátně partenogenetickým a možná i díky tomu tak rozšířeným druhem hada je *Ramphotyphlops braminus* z čeledi Typhlopidae (Nussbaum, 1980).

Ve všech výše zmíněných případech došlo ke vzniku partenogeneze díky křížení mezi blízkce příbuznými druhy (Kearney et al., 2009). Zatím jedinou známou výjimku z tohoto pravidla tvoří unisexuální druhy *Lepidophyma flavimaculatum* a *Lepidophyma reticulatum* z čeledi Xantusiidae, u kterých hybridní původ nebyl prokázán (Bezy & Sites, 1987; Sinclair et al., 2010; Noonan et al., 2013).

1.4.3. Fakultativní partenogeneze u plazů

Obligátní partenogeneze je stálý reprodukční stav mnoha druhů obratlovců. Může se ale stát, že i u sexuálního druhu se v neoplozeném vejci začne spontánně vyvíjet embryo a vznikne životaschopný potomek. Bylo to pozorováno u některých druhů chovaných v zoo, kde byly samice drženy bez přítomnosti samce. Nicméně samice v izolaci se mohou množit také díky uchovávání spermií, které může trvat i několik let (Birkhead & Møller, 1993). Molekulárně genetická analýza matky a potomků by měla umožnit rozlišit mezi těmito dvěma možnostmi. Schopnost fakultativní partenogeneze by mohla být výhodou v situaci, kdy se samici nepodaří najít samce (Neaves & Baumann, 2011).

U ještěřů byla fakultativní partenogeneze pozorována u několika druhů varanů (Lenk et al., 2005; Watts et al., 2006; Wlechmann, 2012). U varana žlutoskvrnného (*Varanus panoptes*) byla partenogeneze zaznamenána u samice držené samotné po tři roky. Z jednoho

inkubovaného vejce se vylíhl samec, tudíž to nebyl klon matky. K samici byl poté připuštěn samec a rozmnožovala se nadále sexuálně. DNA fingerprinting u partenogenetického potomka odhalil úplnou dědičnost maternálních markerů, kdežto bisexuálně vzniklí potomci měli část DNA společnou s otcem a část s matkou (Lenk et al., 2005). Dalším je varan komodský (*Varanus komodoensis*), u kterého byla partenogeneze zaznamenána u samic držených bez samce v zoo. Potomci byli homozygoti ve všech lokusech, ale nebyli klony, což poukazuje na terminální fúzi (Watts et al., 2006). Nedávno byl v zoo v irském Kilkenny dokumentován vývin neoplozených vajec také u *Varanus ornatus* (Hennessy, 2010). U varanů je heterogametickým pohlavím samice (ZW) a chromozom W je značně degenerovaný, tudíž všichni asexuálně vzniklí homozygotní potomci budou samci (ZZ) (Watts et al., 2006).

Většina případů fakultativní partenogeneze bez přítomnosti samce byla pozorována u hadů. Obvyklým mechanismem je zřejmě také terminální fúze, při které vznikají pouze samčí potomci, jako je tomu například u severoamerických užovek z rodu *Thamnophis* (Germano & Smith, 2010; Reynolds et al., 2012). Zajímavou skupinou hadů, u kterých se vyskytuje fakultativní partenogeneze, jsou hroznýšovíti (Boidae). Od samce izolovaná krajta tmavá (*Python molurus bivittatus*) v zoologické zahradě v Amsterdamu vytvořila několik let za sebou vejce obsahující embrya, která byla geneticky identická jako matka, tudíž také heterogametické samice. Groot a kol. (2003) přinesli důkaz pomocí mikrosatelitů, že se jedná skutečně o partenogenezi, nikoli uchování spermií. Později se ale ukázalo, že jedinci byli patrně homozygotní a že došlo k nějaké chybě. U hroznýšovce duhového (*Epicrates maurus*) a hroznýše královského (*Boa constrictor*) byl poprvé dokázán partenogenetický vznik životaschopných samičích potomků (Booth et al., 2011a; Booth et al., 2011b).

Teprve nedávno byla naší skupinou objevena fakultativní partenogeneze i u málo prozkoumaného druhu *Lepidophyma smithii* z neotropické čeledi Xantusiidae. Unisexuálně vzniklí potomci nejsou homozygoti a jsou obou pohlaví, což je mezi obratlovci unikátní (Kratochvíl a kol., nepublikovaná data).

2. Cíle práce

Cílem mé diplomové práce bylo zjistit, které morfologické znaky jsou u druhu *Lepidophyma smithii* pohlavně dimorfní a kdy tento dimorfismus vzniká v ontogenezi. Pohlavní dimorfismus je u plazů poměrně běžný fenomén. Nejčastější forma je pohlavní dimorfismus ve velikosti těla, kdy větším pohlavím může být jak samec, tak samice. Dalším často dimorfním znakem je velikost hlavy, která je typicky větší u samců (Olsson et al., 2002). Ve své práci jsem porovnávala délku těla a šířku a délku hlavy a pilea u dospělých samců a samic a u mláďat, abych mohla posoudit, nakolik jsou tyto znaky u druhu *L. smithii* dimorfní a přibližně v jakém věku tento dimorfismus vzniká. Pokusila jsem se také popsat rozdíly v růstu mezi pohlavími pomocí růstových křivek.

Dále jsem sledovala základní reprodukční parametry a zkoumala, jestli existuje vztah mezi velikostí samice a velikostí nebo počtem mláďat ve vrhu. Plazi se vyznačují neobyčejnou pestrostí reprodukčních strategií. Liší se v počtu mláďat ve snůšce, která může být stabilní s počtem jednoho až svou vajec, nebo značně variabilní. Různá je mezi plazy také frekvence reprodukčních událostí, od pravidelného snášení vajec jednou za několik málo týdnů až po několikaleté intervaly. U šupinatých plazů se vůbec nejčastěji evolučně nezávisle vyvinula živorodost, mimo jiné u rodu *Lepidophyma* (Bezy & Sites, 1987; Sinclair et al., 2010; Noonan et al., 2013). Hlubší poznání reprodukční biologie u jednotlivých druhů plazů tak pomáhá pochopit obecnější zákonitosti. U druhu *L. smithii* jsem se snažila zachytit, jak velikost samice ovlivňuje její reprodukční zdatnost, ve smyslu velikosti a počtu mláďat, a jak spolu tyto proměnné korelují.

Druh *L. smithii* je fakultativně unisexuální. Většina zvířat v našem chovu vznikla unisexuálně. Sexuální původ mají někteří potomci samice z importu. Bohužel z celkového počtu je to jenom několik zvířat, což neumožňuje hlubší porovnání.

Shrnutí otázek pro diplomovou práci:

- Je druh *Lepidophyma smithii* pohlavně dimorfní ve velikosti těla a v relativní velikosti hlavy?
- Pokud ano, kdy vzniká tento dimorfismus v ontogenezi?
- Jaký je vztah mezi velikostí samice a velikostí a počtem mláďat ve vrhu?
- V jakém věku se samice prvně rozmnožují?
- Jak se liší růstová křivka mezi samci a samicemi?

3. Materiál a metodika

3.1. Experimentální zvířata

Měřeno a sledováno bylo téměř 200 jedinců druhu *Lepidophyma smithii* (Obr. 5 a 6) původně z 5 samic a jednoho nepříbuzného páru z Guatemaly. Všechna zvířata byla držena v teráriích o rozměrech 15x15x45cm, mláďata pak v plastových boxech o rozměrech 27,5x14x7,5cm a 13,5x7x6,5cm na substrátu z lignocelu, případně směsi lignocelu a písku (Obr. 4.). Chována byla v místnosti temperované na 27 °C s dvanáctihodinovým světelným režimem. Krmena byla do stáří jednoho roku dvakrát týdně, později jednou týdně cvrčky obalenými v Roboranu H v přiměřeném množství. Voda s rozpuštěným vápníkem byla podávána dvakrát týdně, jednou za 14 dní byl vápník nahrazen vitamíny A, D₃ a E (Combinal).



Obr. 4: Ubytování v teráriích pro dospělá zvířata (vlevo) a v plastových boxech pro mláďata (vpravo)



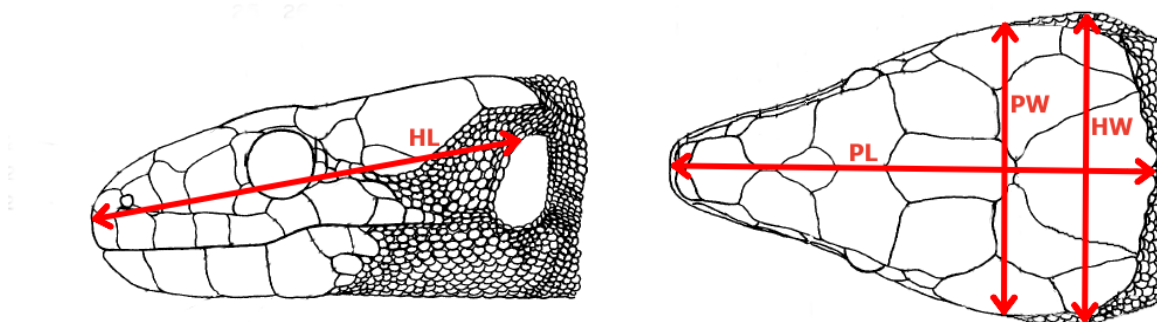
Obr. 5: Dospělý pár druhu *Lepidophyma smithii* (samec nahoře, samice dole)



Obr. 6: Mládě druhu *Lepidophyma smithii*

3.2. Měření

U všech jedinců byla opakovaně v několikaměsíčních intervalech měřena délka těla od špičky rostra ke kloace (SVL – snout-vent length), délka hlavy od špičky rostra po začátek ušního otvoru (HL – head length), délka pilea (PL – pileus length), šířka hlavy v pileu (PW – pileus width) a v nejširší části (HW – head width) (Obr. 7) a váha na digitální váze s přesností 0,001 g. Vážena také byla mláďata a samice po porodu. Pohlaví zvířat bylo určeno podle tvaru hlavy a přítomnosti femorálních pórů na vnitřní straně stehen u samců.



Obr. 7: Měřené rozměry hlavy. (Upraveno podle Bezy, 1989)

3.3. Analýza dat

Pro posouzení pohlavního dimorfismu byly použity všechny naměřené rozměry hlavy a délka těla u dospělých zvířat starších 2,5 roku. Pro zjištění struktury a vazeb mezi proměnnými byla použita analýza hlavních komponent (PCA). Pomocí rozptylového diagramu komponentního skóre (Scatterplot) byl posouzen celkový pohlavní dimorfismus ve tvaru a velikosti hlavy. Rozdíly v SVL mezi pohlavími byly testovány pomocí Studentova nepárového t-testu. Dále jsem použila jednofaktorovou analýzu kovariance (ANCOVA) s HL, PL, HW a PW jako závislými proměnnými, pohlavím jako faktorem a SVL jako kovariátou.

Pro měření vztahu mezi vlastnostmi matky a mláďat jsem použila jako výchozí data hmotnost samice po porodu, počet mláďat, průměrnou hmotnost mláďat a celkovou hmotnost vrhu spočítanou jako průměrnou hmotnost mláďat vynásobenou počtem mláďat. Všechny proměnné představující hmotnost byly logaritmičsky transformovány za účelem linearizace závislosti s délkovými rozměry. Pro bližší charakterizaci závislosti průměrné hmotnosti mláďat na hmotnosti samice byla

použita lineární regrese. Počet mláďat neměl normální rozložení, proto jsem použila k analýze Spearmanovy korelace.

K popisu růstového trendu u samců a samic byl použit nelineární von Bertalanffyho klasický model asymptotického růstu (Clair, 1998; Kratochvíl & Frynta, 2002).

$$SVL=a*(1-Exp((-1)*k*(t-t_0)))$$

Kde:

- a = asymptotická SVL (mm)
- e = základ přirozeného logaritmu
- k = růstová rychlost
- t = věk (v měsících)
- t₀ = hypotetický věk při délce nula

Nejdříve jsem do modelu použila data pro jednotlivá pohlaví, abych zjistila asymptotickou SVL pro samce a pro samice. Dále jsem vytvořila růstovou křivku dohromady pro všechny jedince, do které byla zahrnuta i mláďátka a použila reziduály k další analýze. Na reziduálech jsem porovnávala rozdíly v růstové křivce mezi samci, samicemi a mláďaty.

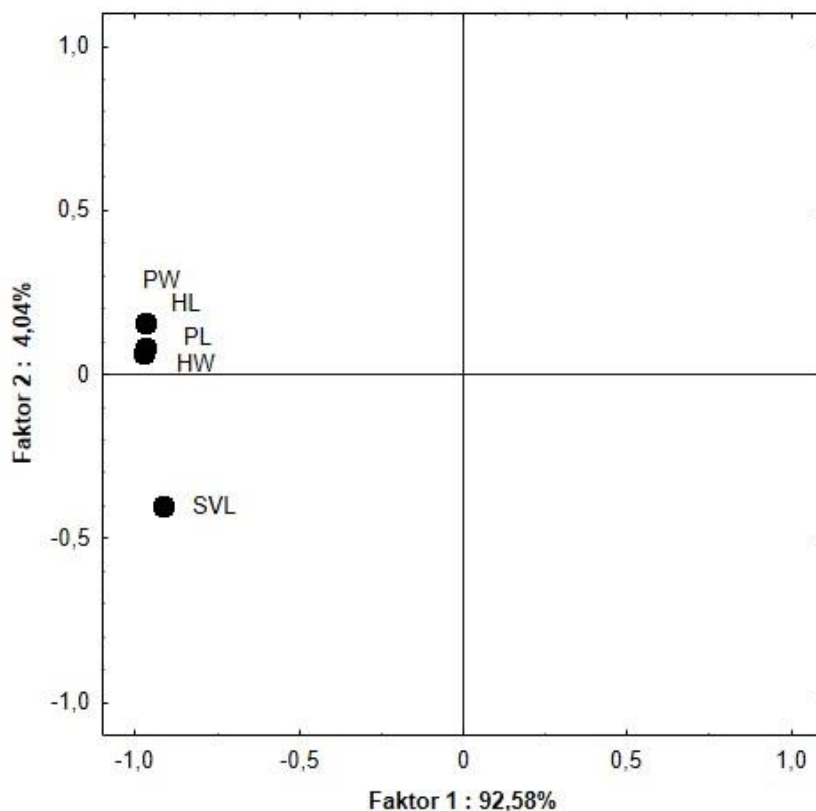
Všechna data byla zpracovávána v programu Statistica 13.1.

4. Výsledky

4.1. Pohlavní dimorfismus

Do analýzy bylo zahrnuto 60 jedinců starých více než 2,5 roku, 15 samců (SVL: $\bar{x} = 100,05 \pm 1,11$ mm; rozsah = 94,7 – 107,73 mm) a 45 samic ($\bar{x} = 93,80 \pm 0,64$ mm; rozsah = 87,21 - 102,86 mm). Rozdíl v SVL mezi samci a samicemi byl signifikantní (t-test; $p < 0,001$). Analýza hlavních komponent (PCA) ukazuje na rozptylovém diagramu rozdělení proměnných do dvou skupin. Jedna obsahuje všechny rozměry hlavy a druhá délku těla. První ordinační osa vysvětluje 92,58 % variability a druhá vysvětluje 4,04 % variability (Obr. 8 a 9, Tabulka 1). Výsledky PCA analýzy ukazují také rozdíly v měřených hodnotách mezi samci samicemi (ANOVA, první faktor jako závislá proměnná, pohlaví jako nezávislá proměnná, $p < 0,0001$).

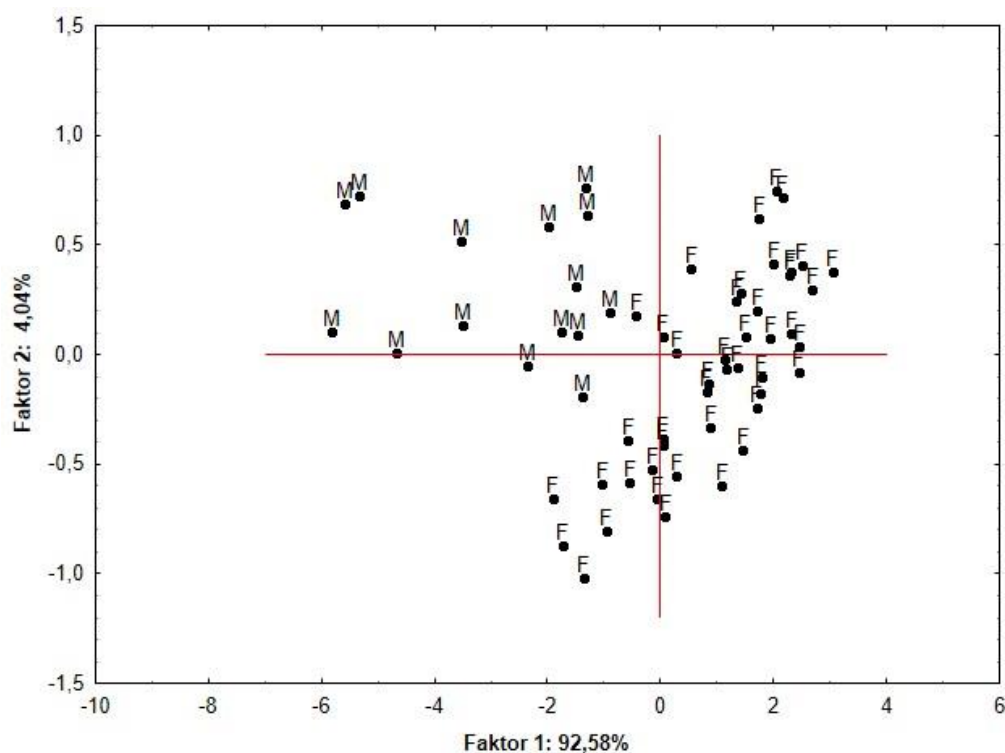
Dále jsem srovnávala rozměry hlavy mezi samci a samicemi kontrolované na délku těla pomocí analýzy kovariance (ANCOVA) se SVL jako kovariátou. Samci a samice se signifikantně lišili ve všech měřených rozměrech hlavy. Samci měli v porovnání k délce těla širší a delší hlavu (Obr. 10 - 15, Tabulka 2).



Obr. 8: Koeficienty pro první dva hlavní komponenty měřených rozměrů. SVL – délka těla, HL – délka hlavy, PL – délka pilea, HW – šířka hlavy, PW – šířka pilea. První osa vysvětluje 92,58 % variability, druhá osa vysvětluje 4,04% variability.

Tabulka 1: Korelace jednotlivých proměnných s hlavními komponentami PC1 a PC2

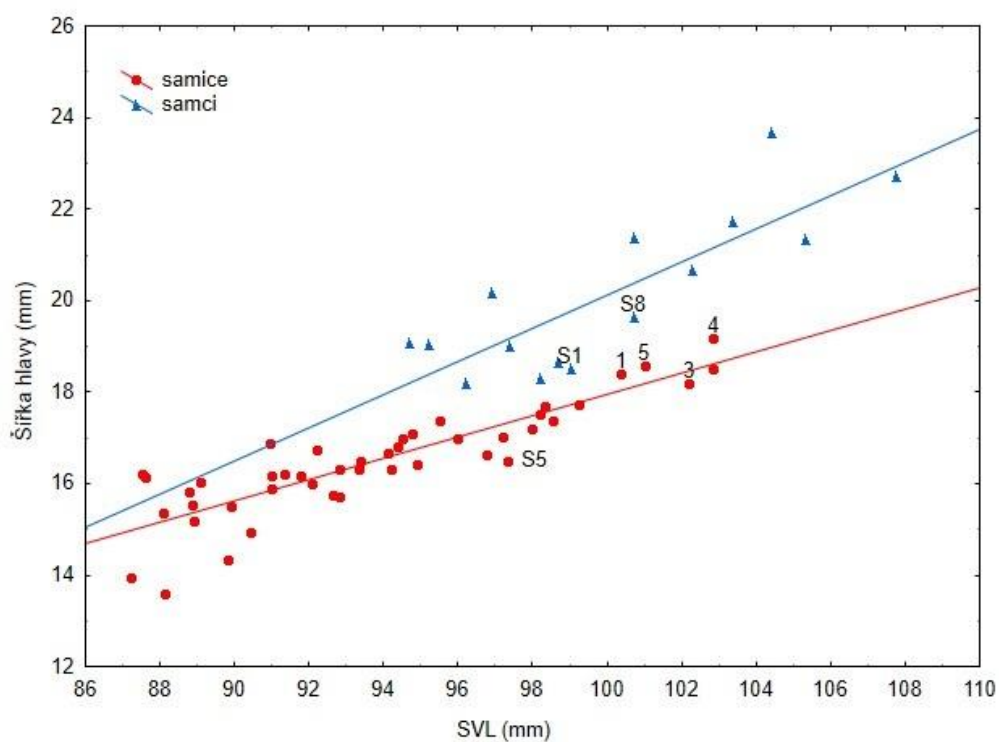
	PC1	PC2
SVL	-0,915507	-0,401265
Šířka hlavy	-0,974027	0,067468
Šířka pilea	-0,972153	0,158046
Délka hlavy	-0,971880	0,084122
Délka pilea	-0,976014	0,067872
Vysvětlená variabilita	92,58%	4,04%



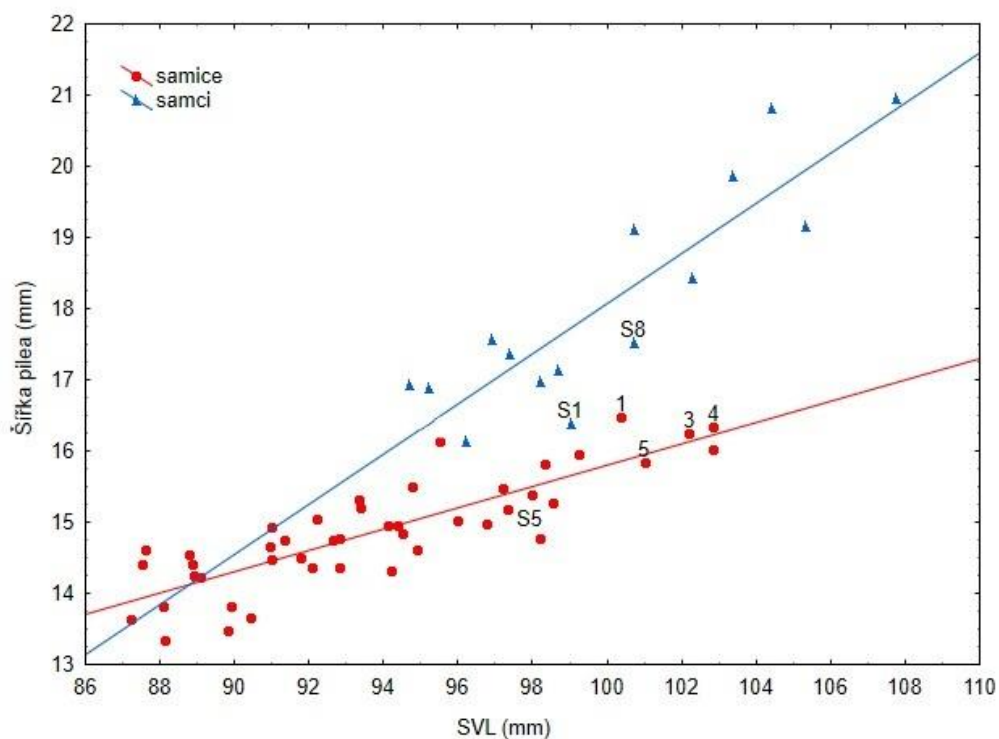
Obr. 9: Analýza hlavních komponent pro samce (M) a samice (F) z analýzy shrnující rozdíly mezi samci a samicemi v pěti měřených proměnných - v délce těla, délce hlavy, délce pilea, šířce hlavy a šířce pilea.

Tabulka 2: Srovnání morfologických znaků mezi pohlavně dospělými samci a samicemi druhu *Lepidophyma smithii*. Všechny délky jsou v milimetrech, N = počet jedinců

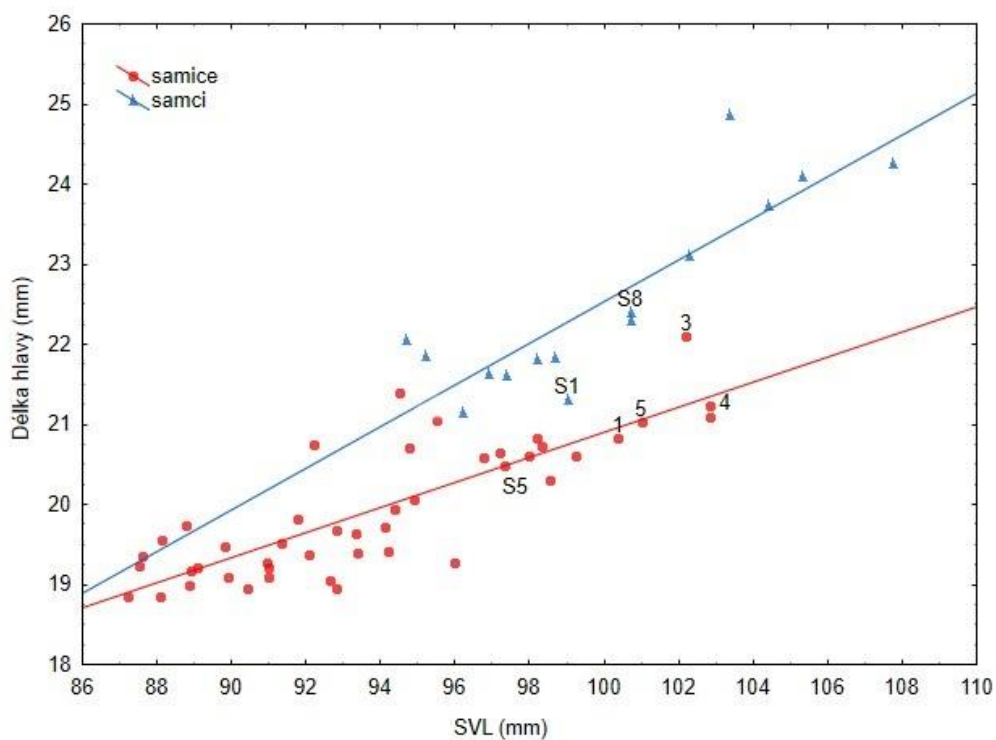
znak	Samci (N = 15)		Samice (N = 45)		Test signifikance p
	Průměr ± SE	Rozsah	Průměr ± SE	Rozsah	
SVL	100,05 ± 1,11	94,7 – 107,73	93,80 ± 0,64	87,21 - 102,86	< 0,001
HW	20,14 ± 0,18	18,18 – 23,68	16,50 ± 0,10	13,58 - 19,17	< 0,05
PW	18,09 ± 0,13	16,14 – 20,95	14,88 ± 0,08	13,35 - 16,47	< 0,001
HL	22,54 ± 0,13	21,16 – 24,88	19,93 ± 0,08	18,86 - 22,11	< 0,05
PL	23,19 ± 0,13	22,02 – 25,34	20,68 ± 0,74	19,55 - 23,02	< 0,05



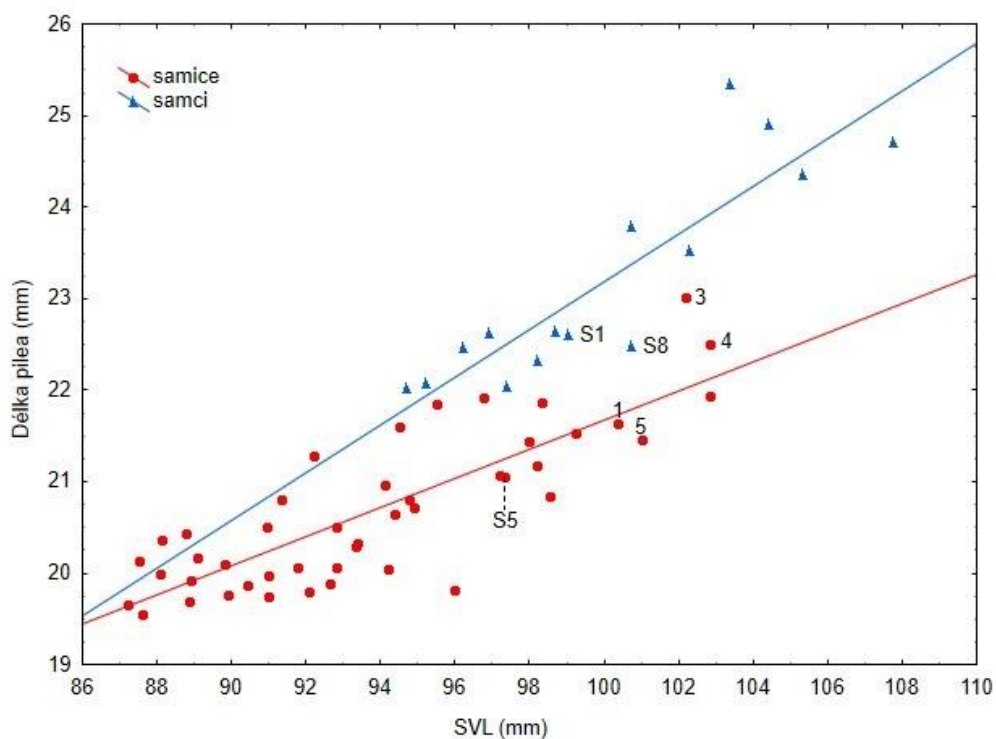
Obr. 10: Vztah mezi délkou těla a šířkou hlavy u samců a samic. V grafech 10 – 13 jsou proloženy regresní přímky pro každé pohlaví.



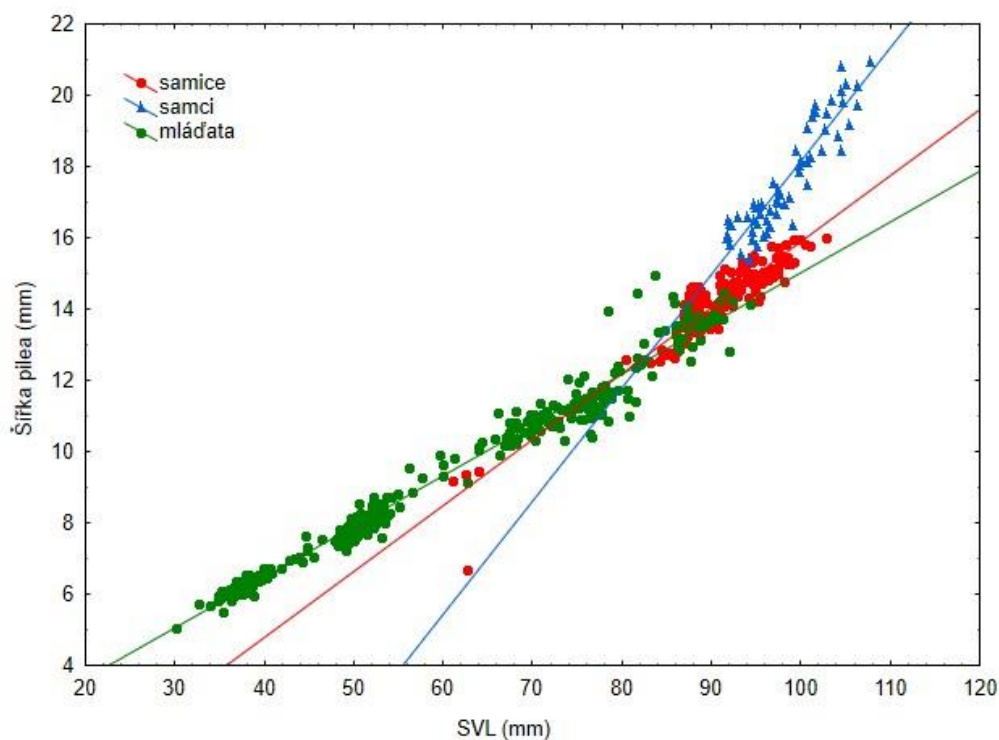
Obr. 11: Vztah mezi délkou těla a šířkou pleva u samců a samic. V grafu jsou vyznačeni sexuálně vzniklí jedinci



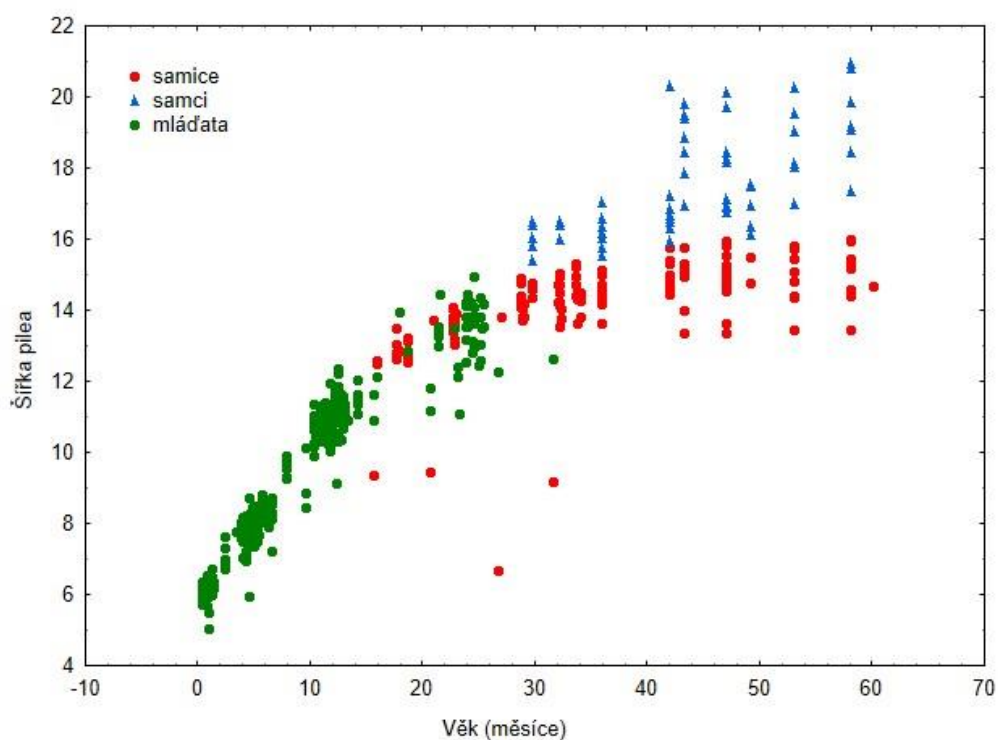
Obr. 12: Vztah mezi délkou těla a délkou hlavy u samců a samic. V grafu jsou vyznačeni sexuálně vzniklí jedinci



Obr. 8: Vztah mezi délkou těla a délkou pilea u samců a samic. V grafu jsou vyznačeni sexuálně vzniklí jedinci



Obr. 9: Vztah mezi délkou těla a šířkou pilea z dat ze všech opakovaných měření. Samice zachovávají podobný trend jako mláďata, kdežto samci při dosažení pohlavní dospělosti v oblasti pilea výrazně zmohutní

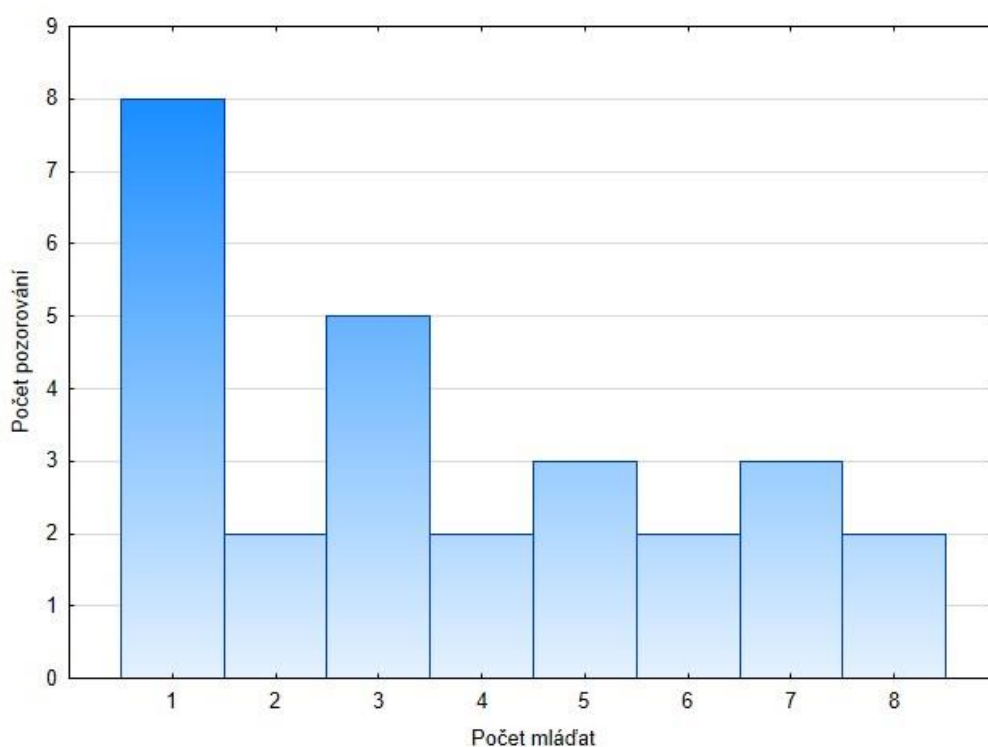


Obr. 15: Vztah mezi věkem a šířkou pilea z dat ze všech opakovaných měření. Růst hlavy se mezi druhým a třetím rokem výrazně zpomaluje, ale samci jsou v oblasti hlavy výrazně mohutnější

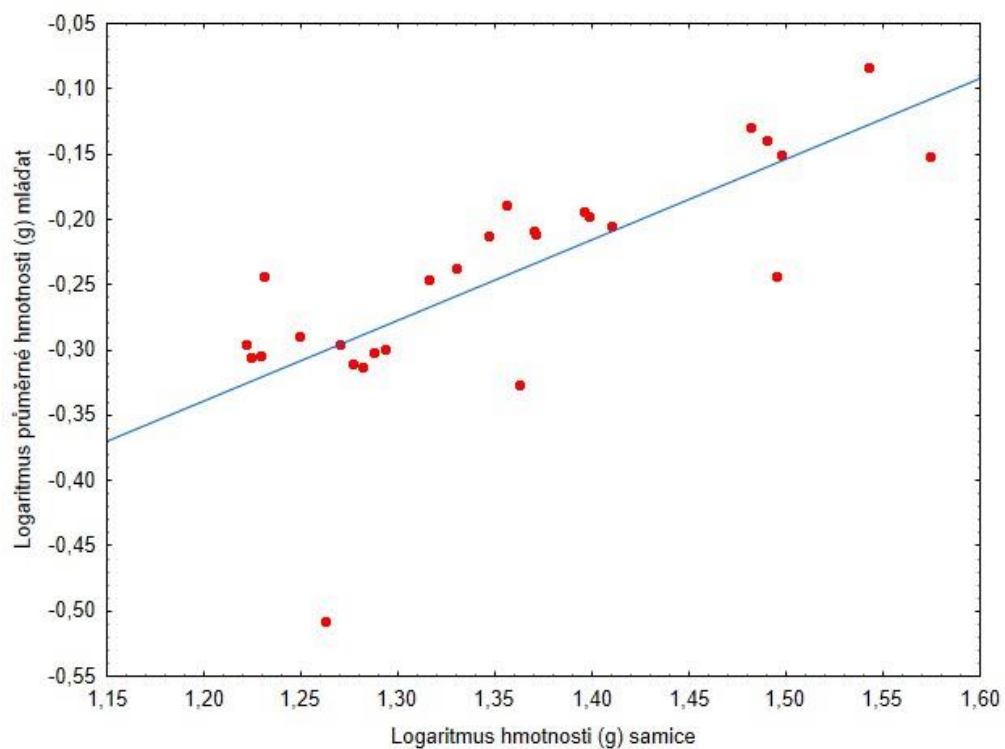
4.2. Vztah velikosti samice a vlastností snůšky

Do analýzy bylo zahrnuto 27 vrhů, každý od jiné samice. Počet mláďat ve vrhu se pohyboval v rozmezí 1-8 mláďat, nejčastější počet byl ale pouze jedno mládě (Obr. 16). Průměrná hmotnost mláďat jednotlivých samic byla v rozmezí 0,31 – 0,82 g. S hmotností samice pozitivně korelovala průměrná hmotnost mláďat (Obr. 17, lineární regrese, $p < 0,0001$), váha celého vrhu (Obr. 18, Spearmanovy korelace, $p < 0,005$) i počet mláďat (Obr. 19, Spearmanovy korelace, $p < 0,05$). Nejméně silná korelace byla mezi počtem mláďat a váhou samice.

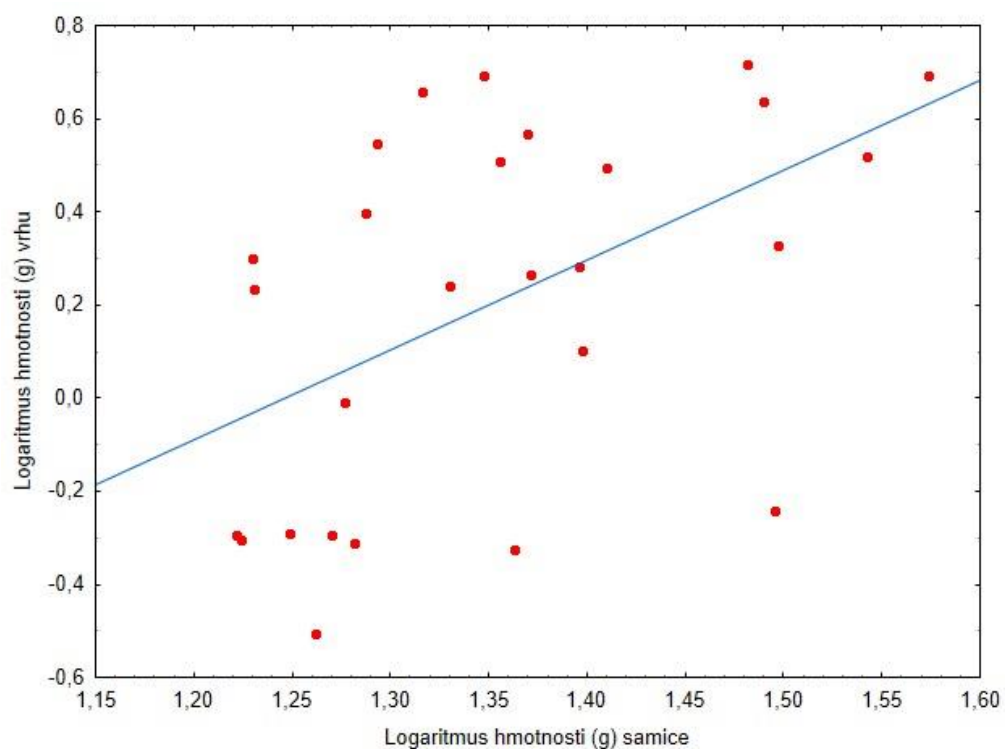
Samice poprvé porodily mláďata ve věku dvou až tří let (23,8 – 37,4 měsíců). Jedna samice se poprvé rozmnožila až ve čtyřech letech. Průměrný věk samic při první snůšce byl 32,7 měsíců, medián 35,8 měsíců.



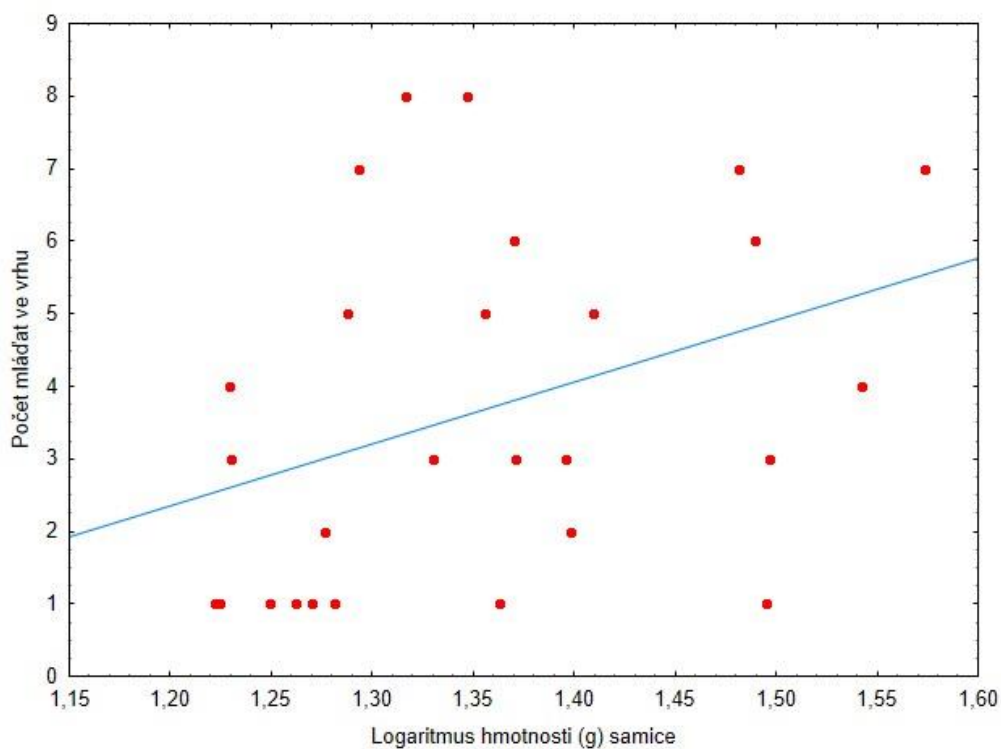
Obr. 16: Histogram počtu mláďat ve vrhu



Obr. 17: Vztah mezi logaritmem hmotnosti samice a logaritmem průměrné hmotnosti mláďat



Obr. 10: Vztah mezi logaritmem hmotnosti samice a logaritmu celkové hmotnosti vrhu



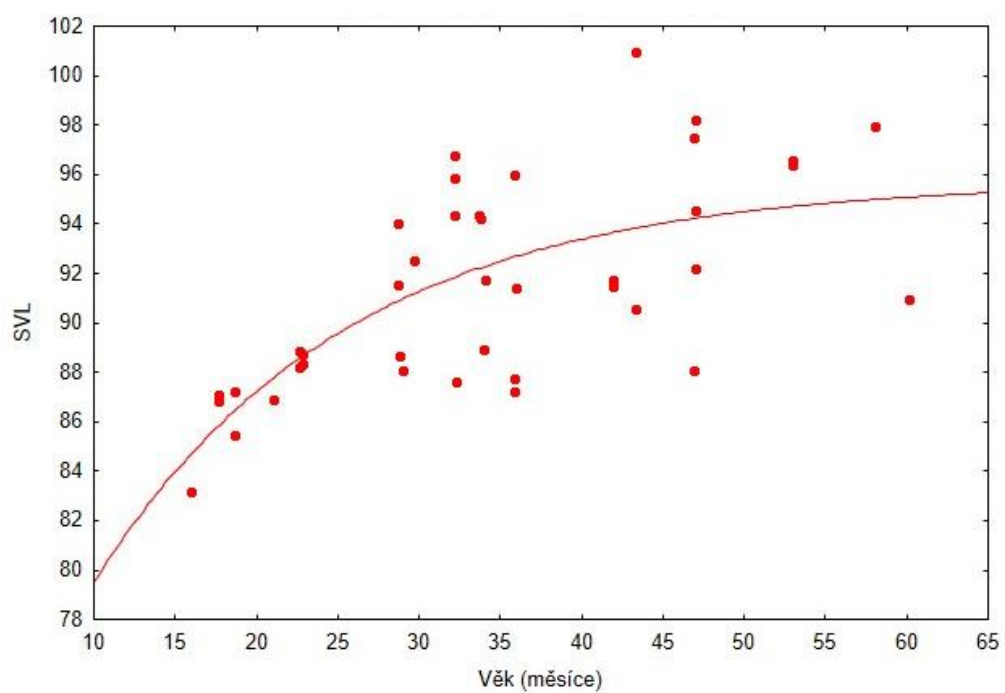
Obr. 19: Vztah mezi logaritmem hmotnosti samice a počtem mláďat ve vrhu

4.3. Růstové křivky

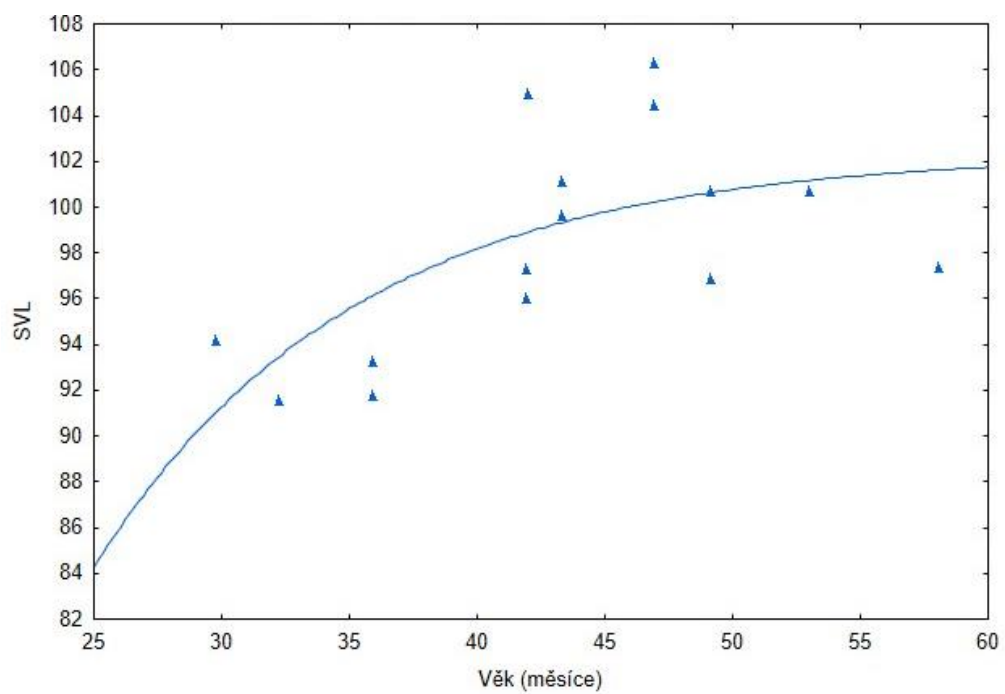
Do této analýzy bylo zahrnuto 15 samců a 40 samic starších 2,5 roku, protože u mladších jedinců je problematické určení pohlaví. Průměrná asymptotická délka spočítaná podle von Bertalanffyho růstové rovnice byla u samců 102,33 mm a u samic 95,722 mm (Obr. 20 – 22, Tabulka 3).

Tabulka 3: Odhadnuté parametry von Bertalanffyho růstové křivky u každého pohlaví: asymptotická délka těla (a), růstová rychlost (k) a hypotetický věk při nulové délce těla (t_0). Hladina spolehlivosti 95,0%

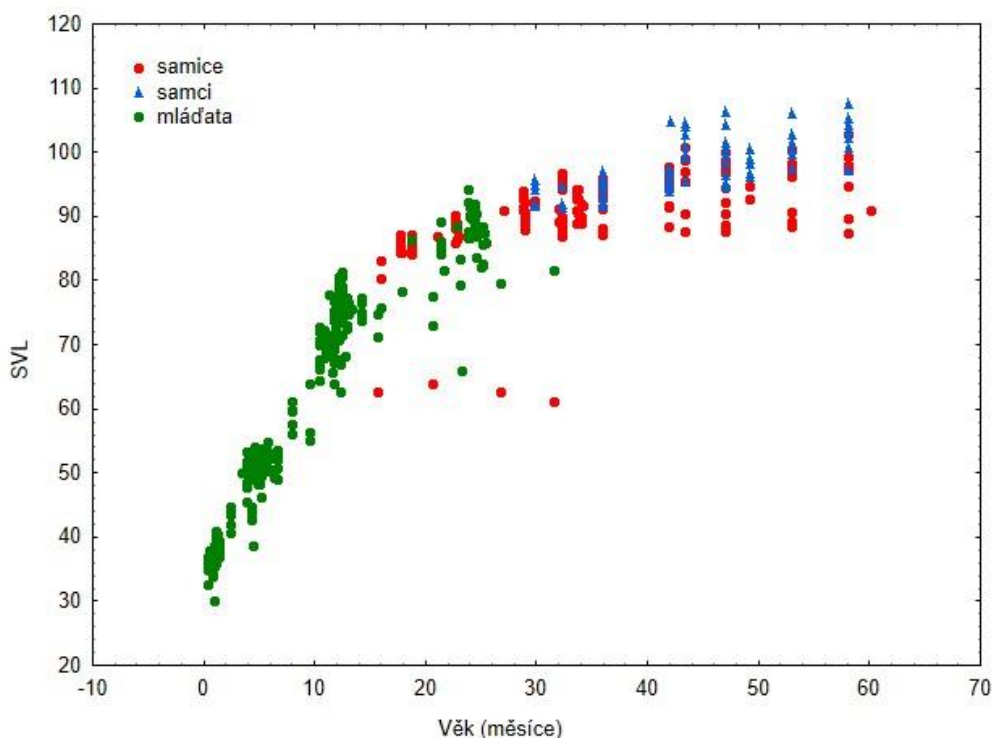
	a (mm)	Dol. mez	Hor. mez	K (mm/měsíc)	Dol. mez	Hor. mez	t_0 (měsíc)	Dol. mez	Hor. mez
M(15)	102,33	92,24	112,43	0,1	-0,13	0,33	7,25	-42,57	57,08
F(40)	95,72	91,05	100,4	0,1	-0,01	0,14	-17,5	-53,15	18,17



Obr. 20: Proložená růstová křivka pro samice, asymptotická délka = 95,722 mm



Obr. 21: Proložená růstová křivka pro samce, asymptotická délka = 102,332 mm



Obr. 22: Vztah mezi věkem a délkou těla z dat ze všech opakovaných měření. Samci dorůstají větších velikostí než samice. Po druhém roce života dochází ke zpomalení růstu.

5. Diskuze

Druh *Lepidophyma smithii* z čeledi Xantusiidae z Nového světa zatím nebyl příliš prozkoumaný. Formulování a testování evolučních hypotéz vysvětlujících *life-history* znaky se neobejde bez znalosti reprodukční biologie jednotlivých druhů, zvláště těch méně obvyklých (Ramírez-Bautista et al., 2008). Ve své diplomové práci jsem popsala některé aspekty reprodukční biologie a pohlavního dimorfismu u tohoto fakultativně partenogenetického druhu. Na téměř 200 jedincích jsem během dvou let zaznamenávala hmotnost, délku těla a hlavové rozměry pro posouzení růstu a pohlavního dimorfismu. Sledovala jsem také počet a hmotnost narozených mláďat a hmotnost samice po porodu.

Pohlavní dimorfismus je běžný u mnoha druhů plazů a často je jeho vznik připisován pohlavnímu výběru (Cox et al., 2007). Samci a samice druhu *L. smithii* se liší v délce těla, samci dorůstají průkazně větší velikosti než samice. Analýza růstových křivek dokázala, že tento rozdíl nelze vysvětlit nevyváženým věkovým složením vzorků samců a samic. Pohlavní dimorfismus není u rodu *Lepidophyma* zatím příliš prozkoumaný, ale u *L. sylvaticum* a

L. pajapanensis jsou samci a samice přibližně stejně velcí (Mendez-De La Cruz, 1990; Ramírez-Bautista et al., 2008) a u druhu *L. flavimaculatum* jsou samci větší jen nepatrně (Goldberg, 2009). To by mohlo poukazovat na Renschovo pravidlo, že samice jsou větší než samci spíše u malých druhů a samci větší než samice u druhů velkých. *L. sylvaticum* a *L. pajapanensis* jsou z výše jmenovaných druhů nejmenší a pohlavní dimorfismus ve velikosti těla se u nich téměř neprojevuje, ale spíše se zdá být tendence k větším samicím, které jsou u obou druhů průměrně o 1 mm delší než samci (Mendez-De La Cruz, 1990; Ramírez-Bautista et al., 2008). Druh *L. flavimaculatum* je větší než předchozí druhy a začíná u něj být patrný dimorfismus ve velikosti ve prospěch samců, kteří dosahují průměrně o 2,5 mm větší délky těla (Goldberg, 2009). *L. smithii* patří v rámci rodu k největším druhům a samci přerostou samice v průměru téměř o 6 mm.

Ke zpomalení růstu dochází přibližně po druhém roce života. V té době také samice začínají rodit první mláďata, proto by změna v růstu mohla souviset s investicí do reprodukce. Zřejmě tak dochází k posunu v alokaci dostupných zdrojů z růstu do vitelogeneze a gestace samic a spermatogeneze u samců. Náklady spojené s gestací by tak mohly být jednou z příčin nižší asymptotické velikosti u samic oproti samcům.

Samci druhu *L. smithii* mají absolutně i relativně vzhledem k délce těla širší a delší hlavu i pileus než samice. Hlava roste u samců rychleji než u samic, což naznačuje, že dimorfismus ve velikosti hlavy vznikl díky její rozdílné alometrii růstu mezi pohlavími. Podobný trend byl sledován v rámci rodu *Lepidophyma* u *L. sylvaticum*, kde samci mají také signifikantně větší hlavu než samice (Ramírez-Bautista et al., 2008) a u ostatních skupin plazů je to také poměrně rozšířený fenomén, zvláště u teritoriálních druhů (Carothers, 1984). Vzhledem k nedostatku dat o pohlavním dimorfismu u ostatních druhů rodu *Lepidophyma* a neznalosti sociálního systému je těžké určit příčinu selekce na větší hlavu samců. Mohla by jí být vnitrodruhová agrese. *L. smithii* při manipulaci hojně používá silný stisk čelistí jako obranu, takže nejde vyloučit ani antipredační funkci. Značnou část jídelníčku *L. smithii* v přírodě údajně zastupují spadané fíky (Mautz & Lopez-Forment, 1978), ale v zajetí bez problémů prospívá na potravě složené pouze z hmyzu, takže není ani vyloučena přítomnost selekce na rozrůznění potravních nik mezi samci a samicemi za účelem snížení kompetice.

K nejvýraznějšímu rozrůznění ve velikosti hlavy dochází až po dosažení pohlavní dospělosti samic mezi druhým a třetím rokem života. Mláďata se zdají být v rozměrech hlavy nedimorfní, ale vzhledem k dlouhé době dospívání a náročnému určování pohlaví u mladých jedinců by byla potřeba data z delšího časového období k zjištění, jestli dimorfismus ve

velikosti hlavy nevzniká v menší míře už dříve v ontogenezi, jako je tomu například u scinka *Niveoscinus microlepidotus*, který je dimorfní už od vylíhnutí (Olsson et al., 2002). Naopak zřejmě podobná trajektorie růstu jako u druhu *L. smithii* byla pozorována u dvou druhů ještěrek z rodu *Podarcis*, u kterých byla mláďata ve velikosti hlavy nedimorfní, ale v dospělosti samci vykazovali její neúměrné zvětšení (Kaliontzopoulou et al., 2008).

Druh *Lepidophyma smithii* je živorodý a samice v našem chovu rodí od května do září 1-8 mláďat. Podobné rozmezí počtu mláďat (1-7) bylo pozorováno také u *L. sylvaticum* (Ramírez-Bautista et al., 2008). Nejsilnější vztah byl mezi hmotností samice a průměrnou hmotností mláďat ve vrhu, ale pozitivně koreloval i počet mláďat. Podobný trend byl pozorovaný i u jiných skupin, například ještěrkovitých (Herman & Bout, 1998; Galán, 1999). Silnější vztah mezi hmotností samice a hmotností jednotlivých mláďat než s jejich počtem, by mohl indikovat, že velikost mláďat malých samic nedosahuje optimální velikosti, proto je tendence k jejich zvětšování s velikostí samice. To, že se kromě velikosti mláďat zvyšuje i počet mláďat ve vrhu potom může poukazovat na morfologická omezení maximální velikosti mláďatek.

Silnější selekční tlak na velikost mláďat než na jejich počet by mohl odrážet lepší životaschopnost větších mláďat, možná následkem vysoké kompetice. Některé druhy rodu *Lepidophyma*, včetně *L. smithii*, byly nalezené v jeskyních (Smith & del Toro, 1977; Mautz & Lopez-Forment, 1978), kde na omezeném prostoru s málo zdroji může docházet snadno ke konkurenci o potravu, nebo dokonce k přímým interakcím při obraně teritoria. Velikost potom může být rozhodující výhodou.

S životem v jeskyních a štěrbinách by také mohl souviset vznik fakultativní unisexuality u druhu *L. smithii*. Při skrytém způsobu života může nastat problém najít sexuálního partnera a schopnost příležitostně se rozmnožovat unisexuálně dává výhodu při obsazování nových jeskyní, protože každá jednotlivá samice může založit novou populaci.

Doba reprodukce byla v našem chovu od května do září, nejvíce však v květnu a červnu. Jeden rok vyjimečně porodily dvě samice mláďata v lednu. Samice *L. sylvaticum* rodí mláďata od července do srpna (Ramírez-Bautista et al., 2008), *L. flavimaculatum* od dubna do června a *L. pajapanensis* od května do června (Mendez-De La Cruz, 1999). Relativně dlouhé období rozmnožování *L. smithii* s ojedinělými reprodukčními událostmi během zimy v našem chovu zřejmě bude následkem stabilního prostředí bez ročních výkyvů teplot a srážek. Tropické habitaty ve Střední Americe, odkud rod *Lepidophyma* pochází, jsou typické střídáním období

sucha s obdobím dešťů. Začátek reprodukce v květnu tak odpovídá začátku období dešťů v původní domovině.

Naprostá většina chovaných zvířat vznikla unisexuálně, což víme díky izolaci samic od útlého věku a u několika desítek jedinců to bylo potvrzeno i genetickou analýzou (Kratochvíl a kol., nepublikovaná data), přesto se mezi unisexuálně vzniklými jedinci vyskytují obě pohlaví, což je velmi netypické. Když by pohlaví bylo určené XY chromozomy, XX samice by mohly rodit jenom další XX samice. Pokud by byly samice heterogametickým pohlavím (ZW), tak by terminální fúzí, při které oocyt splyne s druhým polárním tělískem fúzí (Lampert, 2008), mohla vzniknout mláďata s WW nebo ZZ genotypem. ZZ jedinci by byli samci, a pokud by WW kombinace byla životaschopná, mohly by vzniknout i samice. Unisexuální potomci druhu *L. smithii* ale nejsou homozygoti, proto terminální fúze jejich vznik nevysvětluje. Pokud by diploidní unisexuální mláďata vznikala podobně jako například u tejovitých ještěřů z rodu *Aspidoscelis* premeiotickým zdvojnásobením počtu chromozomů a následným spárováním sesterských chromozomů v následující meioze (Lutes et al., 2010), neztratila by se heterozygotnost, ale všechna mláďata by byla geneticky identická s matkou, tudíž samice, což u *L. smithii* také neplatí. Nabízí se otázky, zda unisexuálně vzniklí samci jsou i geneticky samci a jestli jsou schopni se dále rozmnožovat nebo jestli unisexuálně vzniklé samice jsou schopné dále rodit samce. Kolem druhu *Lepidophyma smithii* tak zůstává mnoho nezodpovězených otázek, které z něj dělají neobyčejně zajímavý objekt dalšího výzkumu.

6. Shrnutí

Druh *Lepidophyma smithii* má unikátní reprodukční biologii, kdy je schopen se rozmnožovat sexuálně i unisexuálně. Většina zvířat v našem chovu ale vznikla unisexuálně bez přítomnosti samce. Unisexuálně vzniklí potomci jsou samci i samice a nejsou homozygoti. Tento druh je pohlavně dimorfní v délce těla i velikosti hlavy. Dimorfismus začne být výrazný v době pohlavního dospívání po druhém roce života, kdy samci v oblasti hlavy viditelně zmohutní. Samice se prvně rozmnožují mezi druhým a třetím rokem života a rodí 1 – 8 mláďat, jejichž počet i váha pozitivně koreluje s váhou samice. Reprodukční sezóna trvá od května do září.

7. Zdroje

Abell, A. J. (1999). Variation in clutch size and offspring size relative to environmental conditions in the lizard *Sceloporus virgatus*. *Journal of Herpetology*, 173-180.

Abouheif, E., & Fairbairn, D. J. (1997). A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *American Naturalist*, 540-562.

Adams, M., Foster, R., Hutchinson, M. N., Hutchinson, R. G., & Donnellan, S. C. (2003). The Australian scincid lizard *Menetia greyii*: a new instance of widespread vertebrate parthenogenesis. *Evolution*, 57(11), 2619-2627.

Bauwens, D., & Diaz-Uriarte, R. (1997). Covariation of life-history traits in lacertid lizards: a comparative study. *American Naturalist*, 91-111.

Bezy, R. L., & Camarillo, J. L. (2002). Systematics of xantusiid lizards of the genus *Lepidophyma*. *Natural history museum*.

Bezy, R. L., & Sites Jr, J. W. (1987). A preliminary study of allozyme evolution in the lizard family Xantusiidae. *Herpetologica*, 280-292.

Birkhead, T. R., & Møller, A. P. (1993). Sexual selection and the temporal separation of reproductive events: sperm storage data from reptiles, birds and mammals. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50(4), 295-311.

Booth, W., Johnson, D. H., Moore, S., Schal, C., & Vargo, E. L. (2011b). Evidence for viable, non-clonal but fatherless *Boa constrictors*. *Biology letters*, 7(2), 253-256.

Booth, W., Million, L., Reynolds, R. G., Burghardt, G. M., Vargo, E. L., Schal, C., Tzika, A.C., & Schuett, G. W. (2011a). Consecutive virgin births in the New World boid snake, the Colombian rainbow boa, *Epicrates maurus*. *Journal of Heredity*, 102(6), 759-763.

Braña, F. (1996). Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs female abdomen increase?. *Oikos*, 511-523.

Butler, M. A., Schoener, T. W., & Losos, J. B. (2000). The relationship between sexual size dimorphism and habitat use in Greater Antillean Anolis lizards. *Evolution*, 54(1), 259-272.

Canseco-Marquez, L., Gutierrez-Mayen, G., & Mendoza-Hernandez, A. A. (2008). A new species of night-lizard of the genus *Lepidophyma* (Squamata: Xantusiidae) from the Cuicatlán Valley, Oaxaca, México. *Zootaxa*, (1750), 59-67.

Carothers, J. H. (1984). Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *American Naturalist*, 244-254.

Castilla, A. M., & Bauwens, D. (2000). Reproductive characteristics of the lacertid lizard *Podarcis atrata*. *Copeia*, 2000(3), 748-756.

Clair, R. C. S. (1998). Patterns of growth and sexual size dimorphism in two species of box turtles with environmental sex determination. *Oecologia*, 115(4), 501-507.

Cooper, W. E., & Vitt, L. J. (1989). Sexual dimorphism of head and body size in an iguanid lizard: paradoxical results. *The American Naturalist*, 133(5), 729-735.

Cooper, W. E., & Vitt, L. J. (1993). Female mate choice of large male broad-headed skinks. *Animal Behaviour*, 45(4), 683-693.

Cortés, R. A., & Bezy, R. L. (1990). Distribution, Species Status, and Reproductive Mode of the Xantusiid Lizard *Lepidophyma pajapanensis*. *The Southwestern Naturalist*, 35(3), 373-374.

Cox, R. M., & John-Alder, H. B. (2007). Growing apart together: the development of contrasting sexual size dimorphisms in sympatric *Sceloporus* lizards. *Herpetologica*, 63(3), 245-257.

Cox, R. M., Butler, M. A., & John-Alder, H. B. (2007). The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism, 38-49.

Cox, R. M., Skelly, S. L., & John-Alder, H. B. (2003). A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution*, 57(7), 1653-1669.

- Daly, M. (1978).** The cost of mating. *The American Naturalist*, 112(986), 771-774.
- Darevsky, I. S. (1966).** Natural parthenogenesis in a polymorphic group of Caucasian rock lizards related to *Lacerta saxicola* Eversmann. *Journal of the Ohio Herpetological Society*, 115-152.
- Darevsky, I. S., & Kupriyanova, L. A. (1993).** Two new all female lizard species of the genus *Leiolepis* Cuvier, 1829 from Thailand and Vietnam. *Herpetozoa*, 6, 3-20.
- Darevsky, I. S., Kupriyanova, L. A., & Roshchin, V. V. (1984).** A new all-female triploid species of gecko and karyological data on the bisexual *Hemidactylus frenatus* from Vietnam. *Journal of Herpetology*, 277-284.
- Darwin, C., 1871.** The descent of man, and selection in relation to sex. *Princeton University Press*.
- Du, W. G., Ji, X., Zhang, Y. P., Xu, X. F., & Shine, R. (2005).** Identifying sources of variation in reproductive and life-history traits among five populations of a Chinese lizard (*Takydromus septentrionalis*, Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(4), 443-453.
- Ferguson, G. W., & Fox, S. F. (1984).** Annual variation of survival advantage of large juvenile side-blotched lizards, *Uta stansburiana*: its causes and evolutionary significance. *Evolution*, 342-349.
- Ferguson, G. W., Brown, K. L., & DeMarco, V. G. (1982).** Selective basis for the evolution of variable egg and hatchling size in some iguanid lizards. *Herpetologica*, 178-188.
- Galán, P. (1999).** Demography and population dynamics of the lacertid lizard *Podarcis bocagei* in north-west Spain. *Journal of Zoology*, 249(02), 203-218.
- García-Vásquez, U. O., Canseco-Marquez, L., & Aguilar-López, J. L. (2010).** A new species of night lizard of the genus *Lepidophyma* (Squamata: Xantusiidae) from southern Puebla, México. *Zootaxa*, 2657, 47-54.

Germano, D. J., & Smith, P. T. (2010). Molecular evidence for parthenogenesis in the Sierra garter snake, *Thamnophis couchii* (Colubridae). *The Southwestern Naturalist*, 55(2), 280-282.

Goldberg, S. R. (2009). Reproduction in the Yellow-spotted night lizard, *Lepidophyma flavimaculatum* (Squamata, Xantusiidae), from Costa Rica. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 8(1), 59-62.

Groot, T. V. M., Bruins, E., & Breeuwer, J. A. J. (2003). Molecular genetic evidence for parthenogenesis in the Burmese python, *Python molurus bivittatus*. *Heredity*, 90(2), 130-135.

Hadany, L., & Comeron, J. M. (2008). Why are sex and recombination so common?. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1133(1), 26-43.

Hennessy, J. A. M. E. S. (2010). Parthenogenesis in an ornate Nile monitor, *Varanus ornatus*. *Biawak*, 4(1), 26-30.

Herman, A. J., & Bout, R. G. (1998). Relationships between maternal size, egg size, clutch size, and hatchling size in European lacertid lizards. *Journal of Herpetology*, 410-417.

Herrel, A., Damme, R. V., Vanhooydonck, B., & Vree, F. D. (2001). The implications of bite performance for diet in two species of lacertid lizards. *Canadian Journal of Zoology*, 79(4), 662-670.

Herrel, A., De Grauw, E. D., & Lemos-Espinal, J. A. (2001). Head shape and bite performance in xenosaurid lizards. *Journal of Experimental Zoology*, 290(2), 101-107.

James, C. D., & Whitford, W. G. (1994). An experimental study of phenotypic plasticity in the clutch size of a lizard. *Oikos*, 49-56.

Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A., & Llorente, G. A. (2008). Head shape allometry and proximate causes of head sexual dimorphism in Podarcis lizards: joining linear and geometric morphometrics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93(1), 111-124.

Kearney, M., Fujita, M. K., & Ridenour, J. (2009). Lost sex in the reptiles: constraints and correlations. In *Lost Sex* (pp. 447-474). Springer Netherlands.

Kluge, A. G., & Eckardt, M. J. (1969). Hemidactylus garnotii Dumeril and Bibron, a triploid all-female species of gekkonid lizard. *Copeia*, 651-664.

Koltunow, A. M. (1993). Apomixis: embryo sacs and embryos formed without meiosis or fertilization in ovules. *The Plant Cell*, 5(10), 1425.

Kratochvíl, L., & Frynta, D. (2002). Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 76(2), 303-314.

Kratochvíl, L., & Frynta, D. (2006). Body-size effect on egg size in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: negative allometry for egg size in ectotherms is not universal. *Biological Journal of the Linnean Society*, 88(4), 527-532.

Kratochvíl, L., & Kubička, L. (2007). Why reduce clutch size to one or two eggs? Reproductive allometries reveal different evolutionary causes of invariant clutch size in lizards. *Functional Ecology*, 21(1), 171-177.

Kratochvíl, L., Fokt, M., Rehák, I., & Frynta, D. (2003). Misinterpretation of character scaling: a tale of sexual dimorphism in body shape of common lizards. *Canadian Journal of Zoology*, 81(6), 1112-1117.

Kubička, L., & Kratochvíl, L. (2009). First grow, then breed and finally get fat: hierarchical allocation to life-history traits in a lizard with invariant clutch size. *Functional ecology*, 23(3), 595-601.

Lenk, P., Eidenmueller, B., Staudter, H., Wicker, R., & Wink, M. (2005). A parthenogenetic Varanus. *Amphibia-Reptilia*, 26(4), 507-514.

Lewis, A. R., & Saliva, J. E. (1987). Effects of sex and size on home range, dominance, and activity budgets in Ameiva exsul (Lacertilia: Teiidae). *Herpetologica*, 374-383.

Lutes, A. A., Baumann, D. P., Neaves, W. B., & Baumann, P. (2011). Laboratory synthesis of an independently reproducing vertebrate species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(24), 9910-9915.

Lutes, A. A., Neaves, W. B., Baumann, D. P., Wiegraebe, W., & Baumann, P. (2010). Sister chromosome pairing maintains heterozygosity in parthenogenetic lizards. *Nature*, 464(7286), 283-286.

Mautz, W. J., & Lopez-Forment, W. (1978). Observations on the activity and diet of the cavernicolous lizard *Lepidophyma smithii* (Sauria: Xantusiidae). *Herpetologica*, 311-313.

Maynard-Smith, J. (1978). The evolution of sex. Cambridge: *Cambridge University Press*.

Meiri, S., Feldman, A., & Kratochvíl, L. (2015). Squamate hatchling size and the evolutionary causes of negative offspring size allometry. *Journal of evolutionary biology*, 28(2), 438-446.

Mendez-De La Cruz, F. R., Cruz, M. V. S., Hernández-Gallegos, O., Manríquez-Morán, N. L., & Rodríguez-Romero, F. J. (1999). Reproductive cycle of the tropical night lizard *Lepidophyma pajapanensis* from Veracruz, Mexico. *Journal of herpetology*, 33(2), 336-339.

Modi, W. S., & Crews, D. (2005). Sex chromosomes and sex determination in reptiles: commentary. *Current opinion in genetics & development*, 15(6), 660-665.

Mogie, M. (1986). Automixis: its distribution and status. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28(3), 321-329.

Moritz, C. (1983). Parthenogenesis in the endemic Australian lizard *Heteronotia binoei* (Gekkonidae). *Science*, 220(4598), 735-737.

Moritz, C. (1987). Parthenogenesis in the tropical gekkonid lizard, *Nactus arnouxii* (Sauria: Gekkonidae). *Evolution*, 1252-1266.

Moritz, C., Case, T. J., Bolger, D. T., & Donnellan, S. (1993). Genetic diversity and the history of Pacific island house geckos (*Hemidactylus* and *Lepidodactylus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 48(2), 113-133.

Neaves, W. B., & Baumann, P. (2011). Unisexual reproduction among vertebrates. *Trends in Genetics*, 27(3), 81-88.

Noonan, B. P., Pramuk, J. B., Bezy, R. L., Sinclair, E. A., de Queiroz, K., & Sites, J. W. (2013). Phylogenetic relationships within the lizard clade Xantusiidae: Using trees and divergence times to address evolutionary questions at multiple levels. *Molecular phylogenetics and evolution*, 69(1), 109-122.

Nussbaum, R. A. (1980). The brahminy blind snake (*Ramphotyphlops braminus*) in the Seychelles Archipelago: distribution, variation, and further evidence for parthenogenesis. *Herpetologica*, 215-221.

Nussbaum, R. A. (1981). Seasonal shifts in clutch size and egg size in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana* Baird and Girard. *Oecologia*, 49(1), 8-13.

Olsson, M. (1992). Contest success in relation to size and residency in male sand lizards, *Lacerta agilis*. *Animal behaviour*, 44, 386-388.

Olsson, M., & Madsen, T. (1995). Female choice on male quantitative traits in lizards—why is it so rare?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(3), 179-184.

Olsson, M., Shine, R., Wapstra, E., Ujvari, B., & Madsen, T. (2002). Sexual dimorphism in lizard body shape: the roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution*, 56(7), 1538-1542.

Ota, H., & Hikida, T. (1989). A new triploid *Hemidactylus* (Gekkonidae: Sauria) from Taiwan, with comments on morphological and karyological variation in the *H. garnotii-vietnamensis* complex. *Journal of Herpetology*, 50-60.

Parker, E. D., & Selander, R. K. (1976). The organization of genetic diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus tesselatus*. *Genetics*, 84(4), 791-805.

Pellegrino, K. C., Rodrigues, M. T., Harris, D. J., Yonenaga-Yassuda, Y., & Sites, J. W. (2011). Molecular phylogeny, biogeography and insights into the origin of parthenogenesis in the Neotropical genus *Leposoma* (Squamata: Gymnophthalmidae): Ancient

links between the Atlantic Forest and Amazonia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61(2), 446-459.

Perez-Mellado, V., & De la Riva, I. (1993). Sexual size dimorphism and ecology: the case of a tropical lizard, *Tropidurus melanopleurus* (Sauria: Tropiduridae). *Copeia*, 969-976.

Perrin, N., & Sibly, R. M. (1993). Dynamic models of energy allocation and investment. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 379-410.

Pokorna, M., & Kratochvíl, L. (2009). Phylogeny of sex-determining mechanisms in squamate reptiles: are sex chromosomes an evolutionary trap?. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156(1), 168-183.

Preest, M. R. (1994). Sexual size dimorphism and feeding energetics in *Anolis carolinensis*: why do females take smaller prey than males?. *Journal of herpetology*, 292-298.

Ramírez-Bautista, A., Vitt, L. J., Ramírez-Hernández, A., Quijano, F. M., & Smith, G. R. (2008). Reproduction and sexual dimorphism of *Lepidophyma sylvaticum* (Squamata: Xantusiidae), a tropical night lizard from Tlanchinol, Hidalgo, Mexico. *Amphibia-Reptilia*, 29(2), 207-216.

Reynolds, R. G., Booth, W., Schuett, G. W., Fitzpatrick, B. M., & Burghardt, G. M. (2012). Successive virgin births of viable male progeny in the checkered gartersnake, *Thamnophis marcianus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107(3), 566-572.

Ruby, D. E. (1984). Male breeding success and differential access to females in *Anolis carolinensis*. *Herpetologica*, 272-280.

Shine, R. (1988). The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *The American Naturalist*, 131(1), 124-131.

Shine, R. (1990). Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *The American Naturalist*, 135(2), 278-283.

Shine, R. (1992). Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized?. *Evolution*, 46(3), 828-833.

Shine, R., & Greer, A. E. (1991). Why are clutch sizes more variable in some species than in others?. *Evolution*, 1696-1706.

Scharf, I., & Meiri, S. (2013). Sexual dimorphism of heads and abdomens: different approaches to ‘being large’ in female and male lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 110(3), 665-673.

Schultz, R. J. (1969). Hybridization, unisexuality, and polyploidy in the teleost *Poeciliopsis* (Poeciliidae) and other vertebrates. *American Naturalist*, 605-619.

Schwarzkopf, L. (2005). Sexual dimorphism in body shape without sexual dimorphism in body size in water skinks (*Eulamprus quoyii*). *Herpetologica*, 61(2), 116-123.

Sinclair, E. A., Bezy, R. L., Bolles, K., Crandall, K. A., & Sites Jr, J. W. (2004). Testing species boundaries in an ancient species complex with deep phylogeographic history: genus *Xantusia* (Squamata: Xantusiidae). *The American Naturalist*, 164(3), 396-414.

Sinclair, E. A., Pramuk, J. B., Bezy, R. L., Crandall, K. A., & Sites Jr, J. W. (2010). DNA evidence for nonhybrid origins of parthenogenesis in natural populations of vertebrates. *Evolution*, 64(5), 1346-1357.

Sinervo, B., Doughty, P., Huey, R. B., & Zamudio, K. (1992). Allometric engineering: a causal analysis of natural selection on offspring size. *SCIENCE-NEW YORK THEN WASHINGTON-*, 258, 1927-1927.

Smith, C. C., & Fretwell, S. D. (1974). The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist*, 499-506.

Smith, H. M. (1973). A tentative rearrangement of the lizards of the genus *Lepidophyma*. *Journal of Herpetology*, 109-123.

Smith, H. M., & del Toro, M. Á. (1977). A new troglodytic lizard (Reptilia, Lacertilia, Xantusiidae) from Mexico. *Journal of Herpetology*, 37-40.

Stamps, J. A., Krishnan, V. V., & Andrews, R. M. (1994). Analyses of sexual size dimorphism using null growth-based models. *Copeia*, 598-613.

Stamps, J. A., Losos, J. B., & Andrews, R. M. (1997). A comparative study of population density and sexual size dimorphism in lizards. *The American Naturalist*, 64-90.

Stamps, J. A., Mangel, M., & Phillips, J. A. (1998). A new look at relationships between size at maturity and asymptotic size. *The American Naturalist*, 152(3), 470-479.

Stamps, J., & Krishnan, V. V. (1997). Sexual bimaturation and sexual size dimorphism in animals with asymptotic growth after maturity. *Evolutionary Ecology*, 11(1), 21-39.

Stewart, J. R. (1979). The balance between number and size of young in the live bearing lizard *Gerrhonotus coeruleus*. *Herpetologica*, 342-350.

Telford, S. R., & Campbell, H. W. (1970). Ecological observations on an all female population of the lizard *Lepidophyma flavimaculatum* (Xantusiidae) in Panama. *Copeia*, 1970(2), 379-381.

Tinkle, D. W. (1961). Population structure and reproduction in the lizard *Uta stansburiana stejnegeri*. *American Midland Naturalist*, 206-234.

Tinkle, D. W., Wilbur, H. M., & Tilley, S. G. (1970). Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*, 24(1), 55-74.

Tokarz, R. R. (1985). Body size as a factor determining dominance in staged agonistic encounters between male brown anoles (*Anolis sagrei*). *Animal Behaviour*, 33(3), 746-753.

Vitt, L. J., & Congdon, J. D. (1978). Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *American Naturalist*, 595-608.

Vitt, L. J., & Price, H. J. (1982). Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica*, 237-255.

Warner, D. A., & Shine, R. (2007). Fitness of juvenile lizards depends on seasonal timing of hatching, not offspring body size. *Oecologia*, 154(1), 65-73.

Watts, P. C., Buley, K. R., Sanderson, S., Boardman, W., Ciofi, C., & Gibson, R. (2006). Parthenogenesis in Komodo dragons. *Nature*, 444(7122), 1021-1022.

Wikelski, M., & Trillmich, F. (1997). Body size and sexual size dimorphism in marine iguanas fluctuate as a result of opposing natural and sexual selection: an island comparison. *Evolution*, 922-936.

Wlechmann, R. (2012). Observations on parthenogenesis in monitor lizards. *Biawak*, 6(1), 11-21.

Wright, J. W., & Lowe, C. H. (1968). Weeds, polyploids, parthenogenesis, and the geographical and ecological distribution of all-female species of *Cnemidophorus*. *Copeia*, 128-138.

Zamudio, K. R. (1998). The evolution of female-biased sexual size dimorphism: a population-level comparative study in horned lizards (*Phrynosoma*). *Evolution*, 1821-1833.